ISSN 0006—8136

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 64

9

СЕНТЯБРЬ



«Н А У К А»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1 9 7 9

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*
Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Ж. Д. Андронова* и *Г. А. Мошкина*

Сдано в набор 11.06.79. Подписано к печати 28.08.79. М-27238. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$. Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9$^1/_2$ + 4 вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = 14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.41. Тираж 2660. Тип. зак. 430

Издательство «Наука». Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 582.738 (517.3)

Н. Улзийхутаг

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ КОНСПЕКТ ВИДОВ РОДА *OXYTROPIS* DC. (*FABACEAE*) ВО ФЛОРЕ МНР

N. ULZIYKHUTAG. A TAXONOMIC SYNOPSIS OF SPECIES OF THE GENUS *OXYTROPIS* DC. (*FABACEAE*) IN FLORA OF THE MONGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC

Проведена систематическая обработка видов рода *Oxytropis* DC. флоры МНР. На основании обработки гербарных материалов для флоры Монголии установлены 78 видов *Oxytropis*, относящихся к 17 секциям и 5 подродам. Дан конспект видов во флоре МНР.

Название *Oxytropis* в качестве родового впервые встречается у Декандоля (De Candolle, 1802, 1825). До того времени родовая самостоятельность *Oxytropis* DC. не признавалась и виды его относились к родам *Astragalus* L. и *Phaca* L.

В настоящее время в мировой литературе имеются многочисленные работы, посвященные изучению рода остролодочник.

Большую роль в деле познания этого рода сыграла классическая монография А. А. Бунге (Bunge, 1874) «Species generis *Oxytropis* DC.». Она содержит ключи для определения и описания 181 вида остролодочника, в том числе ряда новых видов и впервые установленных секций и подродов, полную синонимику видов, сведения об их географическом распространении. В работе Бунге дана совершенно новая трактовка рода и предложена новая его система. Все виды остролодочника Бунге разделил на 4 подрода: *Euoxytropis* (Boiss.) Bunge (=*Oxytropis*), *Phacoxytropis* Bunge, *Physoxytropis* Bunge и *Ptiloxytropis* Bunge, к которым относилось 17 секций. Эта классическая работа долгое время принималась многими авторами, например, такими, как А. Грей (Gray, 1884), П. Н. Крылов (1903—1908, 1933). Н. А. Базилевская (1924), Ферналд (Fernald, 1928). Петер-Стибаль (Peter-Stibal, 1938) и др.

В 1948 г. вышел 13 том «Флоры СССР». В нем род остролодочник обработали крупные советские ученые И. Т. Васильченко, Б. А. Федченко и Б. К. Шишкин.

В основу обработки авторы положили систему Бунге, однако новая ревизия рода побудила их установить дополнительно 7 секций и иное разделение на подроды. Эта обработка выявила 40 новых видов сверх 20, установленных ранее разными авторами, но до того времени не описанных. Всего во «Флоре СССР» приведены описания 276 видов рода *Oxytropis*.

В последний более чем двадцатилетний период в мировой литературе не было попыток разработки новой системы или серьезной ревизии рода *Oxytropis*, но описано много новых видов данного рода в работах следующих исследователей: Хультена (Hultén, 1949), Барнеби (Barneby, 1951, 1952, 1963), А. Порсилда (Porsild, 1951), А. В. Положий (1956, 1960, 1965), Кейе и Рехингера (Köeie, Rechinger, 1957), Али (Ali, 1959), Гутермана и Мерксмюллера (Gutermann, Merxmüller, 1961), М. С. Байтенова (1961), Б. А. Юрцева (1964), Л. Н. Абдусалямовой (1969а, б), Н. Улзийхутага (1971а, б) и др.

Автор настоящей обработки остролодочников Монголии попытался создать новый вариант филогенетической системы рода *Oxytropis* на основании изучения литературных данных и пересмотра фактического материала.

В результате ревизии этого рода автором описаны новые секции *Acanthos* Ulzij. и *Monanthos* Ulzij. в подроде *Tragacanthoxytropis* Vass., *Brachytropis* Ulzij. в подроде *Triticaria* Vass. и *Polyscapa* Ulzij. в подроде *Physoxytropis* Bunge, а также новые ряды *Elegantes* Ulzij., *Heterophyllae* Ulzij. и *Selengenses* Ulzij. в секции *Baicalia* Stell. ex Bunge и *Pulvinatae* Ulzij. в секции *Gloeocephala* Bunge. Диагнозы новых секций и рядов приводятся ниже.

Кроме того, автор установил, что в подрод *Physoxytropis* Bunge входят 3 секции: *Angaridae* Vass., *Calycophysae* A. Gray, *Polyscapa* Ulzij.

Таким образом, в настоящее время род остролодочник состоит из 6 подродов, которые охватывают 29 секций.

Сведения о видовом составе рода остролодочник МНР начали накапливаться в этом столетии в трудах Н. В. Павлова (1929а, б), В. И. Грубова (1955а, б, 1972), Н. Улзийхутага (1971а, б, 1974).

В «Конспекте флоры МНР» В. И. Грубова (1955а) уже приводятся 58 видов остролодочника, составляющих 3.1% видового состава флоры страны. В последний более чем десятилетний период накопилось много новых материалов по данному роду. В работах Б. А. Юрцева (1961, 1964) описаны новые виды: *Oxytropis arenaria* Jurtz., *O. minutiflora* Jurtz., *O. pseudolanuginosa* Jurtz., *O. sajanensis* Jurtz. и др., *O. elegans* Kom. отнесен в синонимы к *O. lasiopoda* Bunge, а также показано, что *O. bicolor* Bunge ошибочно приводился в «Конспекте флоры МНР».

Автор настоящей работы занимался в 1965—1974 гг. систематикой этого рода и после обработки материалов выявил следующие новые виды остролодочника для флоры МНР: *Oxytropis acanthacea* Jurtz., *O. brachycarpa* Vass., *O. glandulosa* Turcz., *O. glareosa* Vass., *O. gorbunovii* Boriss., *O. krylovii* Schipcz., *O. macrosema* Bunge, *O. racemosa* Turcz., *O. reverdattoi* Jurtz., *O. salina* Vass., *O. tenuis* Palib., *O. turczaninovii* Jurtz.

При изучении описаний и сравнении автентиков и гербарных образцов было установлено, что *O. minutiflora* Jurtz. (секция *Baicalia* Stell. ex Bunge) идентичен с *O. gracillima* Bunge (секция *Gobicola* Bunge), а *O. changaica* B. Fedtsch. et Basil. (секция *Xerobia* Bunge) — с *O. diantha* Bunge (секция *Janthina* Bunge).

Автором описаны четыре новых для науки вида: *Oxytropis grubovii* Ulzij., *O. fragilifolia* Ulzij., *O. klementzii* Ulzij. и *O. sutaica* Ulzij.

На основании критического изучения гербарных и литературных материалов, а также особенностей анатомического строения черешка листьев у различных видов секции *Baicalia* Stell. ex Bunge и подрода *Tragacanthoxytropis* Vass. автор пришел к выводу, что *O. acanthacea* Jurtz. явно родствен видам подрода *Tragacanthoxytropis* Vass. и по своей характерной жизненной форме, и по анатомо-морфологическим особенностям должен занимать особое место в секции *Acanthos* Ulzij. подрода *Tragacanthoxytropis* Vass., а не в секции *Baicalia* Stell. ex Bunge подрода *Oxytropis* (=*Euoxytropis* (Boiss.) Bunge).

В 1964 г. Б. А. Юрцев отнес этот вид остролодочника к секции *Baicalia* Stell. ex Bunge, не приняв во внимание его жизненную форму и многие другие его особенности.

Автор считает, что *Oxytropis kossinskyi* B. Fedtsch. et Basil. близко родствен *O. aciphylla* Ledeb., и поэтому отнес его к секции *Leucotriche* Bunge подрода *Tragacanthoxytropis* Vass., а не к подроду *Physoxytropis* Bunge.

На основании обработки гербарных материалов в составе флоры МНР установлено 78 видов остролодочника, относящихся к 17 секциям и 5 подродам. В работе приводятся все виды остролодочника МНР в систематическом порядке, размещенные в соответствующие внутриродовые таксоны: подроды, секции, подсекции и ряды.

Из сводной таблицы видно, что подрод *Oxytropis* (=*Euoxytropis* (Boiss.) Bunge) является самым крупным подродом, объединяющим 74.2% всех видов рода *Oxytropis* DC. флоры МНР (см. таблицу).

Распределение видов *Oxytropis* МНР по подродам и секциям

Подрод	Секция	Число видов	Процент
I. *Tragacanthoxytropis* Vass.	1 (1) *Monanthos* Ulzij.	1	1.3
	2 (2) *Leucotriche* Bunge	2	2.6
	3 (3) *Hystrix* Bunge	1	1.3
	4 (4) *Acanthos* Ulzij.	1	1.3
		5	6.5
II. *Phacoxytropis* Bunge	5 (1) *Janthina* Bunge	6	7.7
	6 (2) *Protoxytropis* Bunge	2	2.6
	7 (3) *Mesogaea* Bunge	5	6.4
		13	16.7
III. *Oxytropis* (=*Euoxytropis* (Boiss.) Bunge)	8 (1) *Xerobia* Bunge	15	19.1
	9 (2) *Orobia* Bunge	14	17.9
	10 (3) *Ortholoma* Bunge	2	2.6
	11 (4) *Baicalia* Stell. ex Bunge	17	21.7
	12 (5) *Gobicola* Bunge	2	2.6
	13 (6) *Polyadena* Bunge	6	7.7
	14 (7) *Gloeocephala* Bunge	1	1.3
	15 (8) *Leucopodia* Bunge	1	1.3
		56	74.2
IV. *Triticaria* Vass.	16 (1) *Brachytropis* Ulzij.	1	1.3
		1	1.3
V. *Physoxytropis* Bunge	17 (1) *Polyscapa* Ulzij.		
		1	1.3
	Всего . . .	78	100

Виды секций *Orobia* Bunge, emend. Aschers. et Graebn., *Baicalia* Stell. ex Bunge и *Xerobia* Bunge являются наиболее полиморфными и разнообразными.

В настоящее время нами закончена критическая обработка обширного материала с территории МНР по одному из наиболее крупных и трудных в систематическом отношении родов бобовых — роду *Oxytropis* DC.

При составлении обзора мы, кроме собственных сборов, изучали коллекции по роду *Oxytropis* в Гербариях Института ботаники (до 1974 г. Института биологии) АН МНР и Монгольского государственного университета, а также Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Ценная консультация была получена у систематика-флориста Ботанического института АН СССР, крупнейшего знатока флоры Центральной Азии В. И. Грубова, за что мы глубоко ему признательны.

Ниже предлагается систематический конспект видов рода остролодочник во флоре МНР по новому варианту филогенетической системы.

Subgen. I. *Tragacanthoxytropis* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 221, descr. ross.] 1966, Новости сист. высш. раст. 1966 : 182.

Sect. 1. *Monanthos* Ulzij. 1971, Бот. журн. 56, 8 : 1149.

1. *Oxytropis grubovii* Ulzij. 1971, Бот. журн. 56, 8 : 1149. — МНР (Вост. Гоби: 30 км к югу от Хубсугул сомона; Алаш. Гоби: Бордзон Гоби, Галбын Гоби, Сулин-хээр), Китай (Внутр. Монг.: Баинхот).

Sect. 2. *Leucotriche* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*): 134.

2. *O. aciphylla* Ledeb. 1831, Fl. Alt. 3 : 279. — МНР (Монг. Алт., Хобд, Котл. оз., Дол. оз., Гоби-Алт., Вост. Гоби, Джунг. Гоби, Алаш. Гоби), Зап. Сибирь (Алт., Ирт.), Китай (Сев., Сев.-Зап., Цинхай).

3. *O. kossinskyi* B. Fedtsch. et Basil. 1927, Изв. Бот. сада АН СССР, 26 : 117. — МНР; Южн. Ханг., Ср. Халха). — Эндемик.

Sect. 3. *Hystrix* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 131.

4. *O. tragacanthoides* Fisch. ex DC. 1825, Prodr. 2 : 280. — *O. paratragacanthoides* Vass. 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 153. — МНР (Прихубс., Ханг., Хобд, Монг. Алт., Гоби-Алт., Котл. оз., Дол. оз., Ср. Халха), Вост. Сибирь (Хакасс., оз. Байкал), Ср. Азия (Тарб.), Китай (Ганьсу, Джунг., Кашгар.).

Sect. 4. *Acanthos* Ulzij., sect. nova. — Fruticuli pulvinati, spinosi, compacti. Petioli rigidi, spinescentes, persistentes. Foliola parva, quaterna (rarius bina, terna vel sena), in verticillos 7—10 congesta. Flores magni. Legumina oblonga, rigide membranacea, semibilocularia, septo ventrali lato.

Typus: *O. acanthacea* Jurtz.

Sectio monotypica.

5. *O. acanthacea* Jurtz. 1964, Новости сист. высш. раст. 1964 : 203. — МНР (Хобд, Монг. Алт.), Зап. Сибирь (Алт.: хр. Цаган-Шибету).

Subgen. II. *Phacoxytropis* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 6.

Sect. 5. *Janthina* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 20.

Ser. 1. *Saposhnikovianae* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 21, descr. ross.] 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 155.

6. *O. saposhnikovii* Kryl. 1903, Тр. Петерб. бот. сада, 21 : 4. — МНР (Монг. Алт.), Зап. Сибирь (Алт.).

7. *O. krylovii* Schipcz. 1920, Бот. мат. (Ленинград), 1, 7 : 1. — МНР (Монг. Алт.), Зап. Сибирь (Алт.).

8. *O. ladyginii* Kryl. 1903, Тр. Петерб. бот. сада, 21 : 5. — МНР (Монг. Алт.), Зап. Сибирь (Алт.).

9. *O. coerulea* (Pall.) DC. 1802, *Astrag.* : 688; idem, 1825, Prodr. 2 : 276. — *Astragalus coeruleus* Pall. 1776, Reise, 3 : 293. — МНР (Хэнт., Монг.-Даур., Вост. Монг., Прихинг.), Вост. Сибирь (Даур.), Китай (Внутр. Монг., Джунг., Цинхай?).

10. *O. filiformis* DC. 1802, *Astrag.* : 80. — МНР (Прихубс., Хэнт., Ханг., Монг.-Даур., Ср. Халха, Вост. Монг., Гоби-Алт., Дол. оз.), Вост. Сибирь (Даур.).

11. *O. diantha* Bunge ex Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 470. — *O. changaica* B. Fedtsch. et Basil. 1929, Бюлл. Моск. общ. испыт. прир. (отд. биол.) 38, 1—2 : 94. — МНР (Прихубс., Ханг.). — Эндемик.

Sect. 6. *Protoxytropis* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 6.

Ser. 1. *Virides* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 186, descr. ross.] 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 160.

12. *O. pauciflora* Bunge, 1852, Beitr. Kenntn. Fl. Russl. Stepp. Centr.-As. : 77, in adnot. (seors. impr.); idem, 1854, Mém. Prés. Acad. Sci. Pétersb. Sav. Etrang. 7 : 253. — МНР (Монг. Алт., Гоби-Алт.), Зап. Сибирь (Алт.), Вост. Сибирь (Вост. Саян), Китай (Джунг., Зап. Тибет, Кашгар.).

Ser. 2. *Lapponicae* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 17, descr. ross.] 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 155.

13. *O. lapponica* (Wahlenb.) J. Gay, 1827, Flora (Regensb.), 10 : 30. — *Phaca lapponica* Wahlenb. 1813, Veg. Helv. : 131. — МНР (Ханг., Хобд, Монг. Алт.), Зап. Сибирь (Алт.), Кавказ, Ср. Азия (Джунг.-Тарб., Тянь-Шань), Индия, Китай (Джунг., Тибет), Гималаи, Европа (Альпы, Арктика).

Sect. 7. *Mesogaea* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 38.

Ser. 1. *Ripariae* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 41, descr. ross.] 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 156.

14. *O. glabra* (Lam.) DC. 1802, *Astrag.* : 35. — *Astragalus glaber* Lam. 1785, Encycl. Méth. Bot. 1 : 525. — *Oxytropis diffusa* Ledeb. 1843, Fl. Ross. 1 : 585. — *O. riparia* Litv. 1908, Список раст. Герб. Русск. фл. 6 : 98. — МНР (Прихубс., Хэнт., Ханг., Монг.-Даур., Вост. Монг., Монг. Алт., Гоби-Алт., Котл. оз., Дол. оз., Вост. Гоби, Джунг. Гоби, Зап.

Гоби), Зап. и Вост. Сибирь, Ср. Азия, Индия, Кашмир), Китай (Сев., Сев.-Зап., Дунбэй, Кашгар. Тибет), Сев. Пакистан.

Ser. 2. *Deflexae* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 43, descr. ross.] 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 156.

15. *O. deflexa* (Pall.) DC. 1802, *Astrag.* : 77. — *Astragalus deflexus* Pall. 1779, Acta Horti Petropol. 2 : 268. — *A. parviflorus* Lam. 1783, Encycl. Méth. Bot. 1 : 310. — *A. retroflexus* Pall. 1800, Sp. *Astrag.* : 33. — МНР (Прихубс., Хэнт., Ханг., Хобд, Монг. Алт., Гоби-Алт.), Зап. Сибирь (Алт.), Вост. Сибирь, Дальн. Вост. (Охот.), Китай (Ганьсу, Тибет, Шаньси), Сев. Америка.

Ser. 3. *Hirsutiusculae* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 48, descr. ross.] 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 156.

16. *O. gorbunovii* Boriss. 1936, Тр. Тадж. базы АН СССР, 2 : 168. — МНР (Монг. Алт.), Ср. Азия (Пам.-Ал., Тянь-Шань).

17. *O. glareosa* Vass. 1960, Бот. мат. (Ленинград), 20 : 232; Васильченко, 1948, Фл. СССР, 13 : 49, descr. ross. — МНР (Ханг., Котл. оз.), Вост. Сибирь (Даур.), Ср. Азия (Джунг.-Тарб.).

18. *O. salina* Vass. 1960, Бот. мат. (Ленинград), 20 : 234; Васильченко, 1948, Фл. СССР, 13 : 50, descr. ross. — МНР (Прихубс., Ханг., Монг.-Даур., Ср. Халха, Монг. Алт., Котл. оз., Дол. оз.), Зап. Сибирь (Алт.), Вост. Сибирь (Даур.).

Subgen. III. *Oxytropis.* — Subgen. *Euoxytropis* (Boiss.) Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 47, nom. illegit.

Sect. 8. *Xerobia* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 119.

Subsect. 1. *Ampulla* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 177, descr. ross.] 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 160.

Ser. 1. *Villosissimae* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 177, descr. ross.] 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 160.

19. *O. nitens* Turcz. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 4 : 746; idem, 1842, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 302. — МНР (Прихубс., Хэнт., Ханг., Монг.-Даур., Ср. Халха), Вост. Сибирь (Анг.-Саян.: только Монд, верховья р. Иркут). — Субэндемик.

20. *O. grandiflora* (Pall.) DC. 1802, *Astrag.* : 71, idem, 1825, Prodr. 2 : 277. — *Astragalus grandiflorus* Pall. 1800, Sp. *Astrag.* : 57. — *Oxytropis collina* Turcz. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 4 : 741. — МНР (Монг.-Даур., Вост. Монг., Прихинг.), Вост. Сибирь (Даур.), Китай (Маньчжурия).

21. *O. potaninii* Bunge ex Palib. 1908, Bull. Herb. Boiss., sér. 2, 8 : 160. — МНР (Монг. Алт., Котл. оз.). — Эндемик.

22. *O. ampullata* (Pall.) Pers. 1807, Syn. Pl. 2 : 332. — *Astragalus ampullatus* Pall. 1776, Reise, 3 : 750; idem, 1800, Sp. *Astrag.* : 69. — МНР (Хэнт., Ханг., Ср. Халха, Монг. Алт.), Зап. Сибирь (Ирт., Алт.), Ср. Азия (Джунг.-Тарб., Каракум.), Китай (Джунг.).

Ser. 2. *Glabratae* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 183, descr. ross.] 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 160.

23. *O. leucotricha* Turcz. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 4 : 754; idem, 1842, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 301. — МНР (Прихубс.: пос. Турту; Ср. Халха: верховья р. Джаргалант), Вост. Сибирь (Анг.-Саян.). — Субэндемик.

24. *O. mixotriche* Bunge, 1835, Mém. Prés. Acad. Sci. Pétersb. Sav. Etrang. 2 : 589; idem, 1836, Verz. Alt. Pfl. (Suppl. Fl. Alt.) : 89 (seors. impr.). — *O. ampullacea* Turcz. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 4 : 744. — МНР (Хэнт., Ханг.), Вост. Сибирь (Даур., Селенг.). — Субэндемик.

25. *O. leptophylla* (Pall.) DC. 1802, *Astrag.* : 77; idem, 1825, Prodr. 2 : 278. — *Astragalus leptophyllus* Pall. 1776, Reise, 3 : 749. — МНР (Монг.-Даур., Вост. Монг., Ср. Халха), Вост. Сибирь (Даур.), Китай (Дунбэй, Чжили, Шаньси).

26. *O. micrantha* Bunge ex Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 470. — МНР (Ханг., Хобд, Монг. Алт., Котл. оз.). — Эндемик.

27. *O. caespitosa* (Pall.) Pers. 1807, Syn. Pl. 2 : 333. — *Astragalus caespitosus* Pall. 1800, Sp. *Astrag.* : 77. — МНР (Прихубс., Хэнт., Ханг., Монг.-Даур.), Вост. Сибирь (Даур.). — Субэндемик.

Subsect. 2. *Stuppa* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 186, descr. ross.] 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 160.

Ser. 3. *Eriocarpae* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 186, descr. ross.] 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 160.

28. *O. eriocarpa* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 122. — МНР (Хобд, Монг. Алт.), Зап. Сибирь (Алт.). — Субэндемик.

29. *O. intermedia* Bunge, 1839, Delect. Sem. Horto Dorpat. : 8. — МНР (Монг. Алт.), Зап. Сибирь (Алт.). — Субэндемик.

30. *O. setosa* (Pall.) DC. 1802, *Astrag.* : 56; idem, 1825, Prodr. 2 : 277. — *Astragalus setosus* Pall. 1800, Sp. *Astrag.* : 55. — МНР (Ханг.: сев.-зап., Хобд), Зап. Сибирь (Алт.). — Субэндемик.

Ser. 4. *Triphyllae* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 191, descr. ross.] 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 160.

31. *O. rhizantha* Palib. 1908, Bull. Herb. Boiss., sér. 2, 8 : 159. — МНР (Хобд, Монг. Алт.). — Эндемик.

32. *O. klementzii* Ulzij. 1971, Бот. журн. 56, 12 : 1795. — МНР (Ханг.: юго-вост.; Ср. Халха: Баин-Ундэр). — Эндемик.

33. *O. monophylla* Grub. 1978, Бот. журн. 68, 3 : 364. — МНР (Вост. Гоби: уроч. Баин-дзак), Китай (Алашань).

Sect. 9. *Orobia* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 73, s. l.

Ser. 1. *Sordidae* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 59, descr. ross.] 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 157.

34. *O. sordida* (Willd.) Pers. 1807, Syn. Pl. 2 : 332. — *Astragalus sordidus* Willd. 1802, Sp. Pl. 3, 2 : 1313. — *Phaca sordida* (Willd.) Wahlenb. 1812, Fl. Lapp. : 190. — МНР (Прихубс.), Зап. Сибирь (Обск.), Вост. Сибирь (Енис., Лен.-Кол.), Дальн. Вост. (Камч., Охот., Удск.), Европа (сев.).

35. *O. sajanensis* Jurtz. 1961, Бот. мат. (Ленинград), 21 : 260. — *O. sajanensis* var. *kossogolensis* Jurtz. 1961, цит. соч. : 260. — МНР (Прихубс.: зап., Ханг.: сев.), Вост. Сибирь (Анг.-Саян.). — Субэндемик.

36. *O. recognita* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 88. — МНР (Монг. Алт.), Зап. Сибирь (Алт.), Ср. Азия (Прибалх., Джунг.-Тарб.).

Ser. 2. *Uralenses* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 68, descr. ross.] 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 157.

37. *O. strobilacea* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 103. — МНР (Прихубс., Хэнт., Ханг., Монг.-Даур., Хобд, Монг. Алт., Гоби-Алт.), Зап. Сибирь (Алт.), Вост. Сибирь, Дальн. Вост. (Охот., Уссур.), Китай (Джунг., Кашгар).

38. *O. macrosema* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 10. — *O. foliolosa* Bunge, 1874, l. c. : 10, in adnot. — МНР (Хобд), Зап. Сибирь (Алт.). — Субэндемик.

39. *O. martjanovii* Kryl. 1903, Тр. Петерб. бот. сада, 21 : 6. — МНР (Хобд, Монг. Алт.), Зап. Сибирь (Алт.), Вост. Сибирь (Зап. Саян). — Субэндемик.

40. *O. gebleri* Fisch. ex Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 89. — *O. bungeana* Schischk. 1933, в Крыл., Фл. Зап. Сиб. 7 : 1744. — МНР (Прихубс.: зап., Монг. Алт., Гоби-Алт.), Зап. Сибирь (Алт.).

41. *O. tschujae* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 86. — МНР (Монг. Алт.), Зап. Сибирь (Алт.). — Субэндемик.

Ser. 3. *Ambiguae* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 85, descr. ross.] 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 157.

42. *O. ambigua* (Pall.) DC. 1802, *Astrag.* : 70; idem, 1825, Prodr. 2 : 276. — *Astragalus ambiguus* Pall. 1800, Sp. *Astrag.* : 54. — МНР (Хэнт.: Ханг., Монг.-Даур., Гоби-Алт.?), Зап. и Вост. Сибирь, Европ. часть СССР.

43. *O. alpina* Bunge, 1840, Delect. Sem. Horto Dorpat. : 8. — МНР (Прихубс., Хэнт., Ханг., Хобд, Монг. Алт., Гоби-Алт.), Зап. Сибирь (Алт.), Вост. Сибирь (Анг.-Саян.).

44. *O. altaica* (Pall.) Pers. 1807, Syn. Pl. 2 : 333. — *Astragalus altaicus* Pall. 1800, Sp. *Astrag.* : 56. — *Oxytropis brevirostra* DC. 1802, *Astrag.* : 64; idem, 1825, Prodr. 2 : 227. — МНР (Монг. Алт.), Зап. Сибирь (Алт.), Вост. Сибирь (Анг.-Саян.).

45. *O. alpicola* Turcz. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 4 : 743; idem 1842, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 299. — МНР (Хэнт.), Вост. Сибирь (Даур.). — Субэндемик.

46. *O. chionophylla* Schrenk, 1841, in Fisch. et Mey., Enum. Pl. Nov. Schrenk, 1 : 79. — МНР (Монг. Алт., Гоби-Алт.), Ср. Азия (Джунг.-Тарб.).

47. *O. kusnetzovii* Kryl. et Steinb. 1918, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 17 : 89; Б. Федченко и Васильченко, 1948, Фл. СССР, 13 : 86. — МНР (Прихубс.: зап. берег озера Хубсугула в 15 км от пос. Хатгала, г. Шилмагин, Батраева А. А. и др.), Вост. Сибирь (Анг.-Саян.). — Субэндемик.

Sect. 10. *Ortholoma* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 47.

Subsect. 1. *Euortholoma* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 134, descr. ross.]. — Herbae perennes, caulibus abbreviatis vel nullis, foliolis parvis, calyce patentim vel semipatentim piloso dentibus tubo aequilongis vel paulo brevioribus; corollis rubris, coeruleo-violaceis vel roseo-purpureis, 9—15 mm longis. Legumina erecta vel plus minusve reflexa usquea pendula, pilosula.

Typus: *O. tianschanica* Bunge.

Ser. 1. *Brachycarpae* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 139; descr. ross.] 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 158.

48. *O. brachycarpa* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 139, descr. ross.] Бот. мат. (Ленинград), 20 : 243. — МНР (Монг. Алт.), Тянь-Шань.

Ser. 2. *Floribundae* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 142, descr. ross.] 1970, Новости сист. высш. раст. 6 (1969) : 158.

49. *O. tenuis* Palib. 1908, Bull. Herb. Boiss., sér. 2, 8 : 160. — МНР (Хобд: низовья р. Буху-Мурен; Монг. Алт.), Зап. Сибирь (Алт.?). — Эндемик.

Sect. 11. *Baicalia* Stell. ex Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 135.

Subsect. 1. *Oxyphylliformes* Jurtz. 1964, Новости сист. высш. раст. 1964 : 199.

Ser. 1. *Sibiricae* Schischk. [1948, Фл. СССР, 13 : 194, descr. ross.]. — Foliola sat magna, 10—20 mm longa, verticillata, crebro jugata.

Typus: *O. oxyphylla* (Pall.) DC.

50. *O. oxyphylla* (Pall.) DC. 1802, *Astrag.* : 67. — *Astragalus oxyphyllus* Pall. 1800, Sp. *Astrag.* : 90, excl. pl. alt. — МНР (Прихубс., Хэнт., Ханг., Монг.-Даур., Ср. Халха, Вост. Монг.), Вост. Сибирь (Даур.), Китай (Сев.-Вост.: низовья р. Керулен).

51. *O. arenaria* Jurtz. 1964, Новости сист. высш. раст. 1964 : 210. — МНР (Вост. Монг., Прихинг.), Китай (Внутр. Монг.: Хайлар, Ганджур и т. д.). — Субэндемик.

52. *O. reverdattoi* Jurtz. 1964, Новости сист. высш. раст. 1964 : 213. — МНР (Хэнт., Монг.-Даур.), Вост. Сибирь (Анг.-Саян.). — Субэндемик.

53. *O. turczaninovii* Jurtz. 1964, Новости сист. высш. раст. 1964 : 211. — МНР (Монг.-Даур.), Вост. Сибирь (Даур.). — Субэндемик.

Ser. 2. *Selengenses* Ulzij., ser. nova. — Racemi capitati. Foliola plerumque ad 10 mm longa, in verticillos 5—10 congesta.

Typus: *O. selengensis* Bunge.

54. *O. selengensis* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 143. — МНР (Ханг., Монг.-Даур., Ср. Халха), Вост. Сибирь (Даур.). — Субэндемик.

55. *O. pavlovii* B. Fedtsch. et Basil. 1929, Бюлл. Моск. общ. испыт. прир. (отд. биол.) 38, 1—2 : 96. — МНР (Ханг., Гоби-Алт., Дол. Оз., Вост. Гоби). — Эндемик.

56. *O. viridiflava* Kom. 1914, Feddes Repert. 13 : 227. — МНР (Прихубс., Ханг., Монг.-Даур., Ср. Халха). — Эндемик.

Ser. 3. *Pumilae* Schischk. [1948, Фл. СССР, 13 : 199, descr. ross.]. — Plantae acaules, pumilae. Foliola terna vel quaterna, in verticillos 4—8 congesta.

Typus: *O. pumila* Fisch. ex DC.

57. *O. pumila* Fisch. ex DC. 1825, Prodr. 2 : 279. — *O. inaria* Ledeb. 1831, Fl. Alt. 3 : 273. — МНР (Монг. Алт., Гоби-Алт., Котл. оз.), Зап. Сибирь (Алт.: Чуйская депрессия). — Эндемик.

Ser. 4. *Heterophyllae* Ulzij., ser. nova. — Flores magni. Foliola (bina) terna, quaterna vel sena, in verticillos ad 16 congesta.

Typus: *O. heterophylla* Bunge ex Maxim.

58. *O. heterophylla* Bunge ex Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 480. — МНР (Хобд, Монг. Алт.), Тянь-Шань.

Subsect. 2. *Salinae* Jurtz. 1964, Новости сист. высш. раст. 1964 : 197.

Ser. 5. *Elegantes* Ulzij., ser. nova. — Flores mediocres. Foliola quaterna, in verticillos 7—15 congesta. Ovarium et legumina pubescentia.

Typus: *O. lasiopoda* Bunge.

59. *O. lasiopoda* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 151. — *O. elegans* Kom. 1914, Feddes Repert. 13 : 225. — МНР (Ханг., Монг.-Даур., Ср. Халха, Вост. Монг.), Китай (Сев.-Вост.). — Субэндемик.

60. *O. mongolica* Kom. 1914, Feddes Repert. 13 : 226. — МНР (Котл. оз.), Зап. Сибирь (Тува). — Субэндемик.

Ser. 6. *Glabrae* Schischk. [1948, Фл. СССР, 13 : 198, descr. ross.]. — Foliola crassiuscula, apice obtusiuscula vel rotundata. Ovarium et legumina glabra.

Typus: *O. prostrata* (Pall.) DC.

61. *O. prostrata* (Pall.) DC. 1802, *Astrag.* : 85. — *Astragalus dahuricus* Pall. 1800, Sp. *Astrag.* : 88. — МНР (Монг.-Даур., Вост. Монг.), Вост. Сибирь (Анг.-Саян., Даур.). — Субэндемик.

Subsect. 3. *Lanatae* Jurtz. 1964, Новости сист. высш. раст. 1964 : 198.

Ser. 7. *Lanatae* Schischk. [1948, Фл. СССР, 13 : 197, descr. ross.]. — Stipulae tomentosae. Foliola quaterna, quina, sena, septena vel octona, in verticillos 10—18 congesta. Legumina lanata, ovoidea.

Typus: *O. lanata* (Pall.) DC.

62. *O. lanata* (Pall.) DC. 1802, *Astrag.* : 89. — *Phaca lanata* Pall. 1776, Reise, 3 : 746. — *Ph. sibirica* L. fil. 1781, Suppl. : 326. — *Astragalus dasyphyllus* Pall. 1800, Sp. *Astrag.* : 91. — *Oxytropis sibirica* (L. fil.) Druce, 1914, Rep. Bot. Exch. Cl. 3 : 422. — МНР (Прихубс., Ханг., Монг.-Даур., Ср. Халха), Вост. Сибирь (Анг.-Саян., Даур.). — Субэндемик.

63. *O. lanuginosa* Kom. 1914, Feddes Repert. 13 : 226. — *O. pseudolanuginosa* Jurtz. 1964, Новости сист. высш. раст. 1964 : 206. — МНР (Ханг.: сев.-зап., Котл. оз.), Вост. Сибирь (Тува). — Субэндемик.

Subsect. 4. *Myriophyllae* Jurtz. 1964, Новости сист. высш. раст. 1964 : 198.

Ser. 8. *Myriophyllae* Schischk. [1948, Фл. СССР, 13 : 197, descr. ross.]. — Foliola sena, septena vel octona, in verticillos ad 30 congesta. Legumina pubescentia, oblongo-lanceolata, duriuscula, longe oblique rostrata, ventre sulcata septigeraque.

Typus: *O. myriophylla* (Pall.) DC.

64. *O. myriophylla* (Pall.) DC. 1802, *Astrag.* : 87. — *Phaca myriophylla* Pall. 1776, Reise, 3 : 745. — *Astragalus myriophyllus* Pall. 1800, Sp. *Astrag.* : 87. — *A. verticillaris* L. 1771, Mant. : 275. — МНР (Прихубс.,

Хэнт., Ханг., Монг.-Даур., Ср. Халха, Вост. Монг., Прихинг.), Вост. Сибирь (Даур.), Китай (Дунбэй, Маньчжурия).

Subsect. 5. *Chionobiae* Jurtz. 1964, Новости сист. высш. раст. 1964 : 201.

Ser. 9. *Chionobiae* Schischk. [1948, Фл. СССР, 13 : 204, descr. ross.]. — Planta acaulis, pulvinata, dense argenteo-pilosa. Foliola minuta vel minutissima, 1—9 mm longa, (bina) terna, quiterna, quina vel sena, in verticillos 6—14 congesta. Racemi pauciflori. Legumina ovoideo-oblongata, membranacea.

Typus: *O. chionobia* Bunge.

65. *O. oligantha* Bunge, 1835, Mém. Prés. Acad. Sci. Pétersb. Sav. Etrang. 2 : 586; idem, 1836, Verz. Alt. Pfl. (Suppl. Fl. Alt.) : 85. — МНР (Ханг., Хобд, Монг. Алт., Гоби-Алт.), Зап. Сибирь (Алт.), Ср. Азия (Джунг.-Тарб.).

66. **Oxytropis sutaica Ulzij., sp. nova.**

Planta perennis, acaulis, minute caespitosa, dense argenteo-pilosa. Radix crassa, caules aliquot abbreviatos vel elongatos petiolis foliorum dense vestitos, ob pubescentiam albo-tomentosos emittens. Stipulae membranaceae, ad medium cum petiolo connatae, superius inter se conferruminatae, partibus liberis triangulari-lanceolatis acuminatis extus densissime sericeo-pubescentibus, nervo uno principali flexuoso. Folia 1—3 cm longa, 2—3 mm lata, petiolis rhachidibusque dense albo-pilosis, foliolis ovatis vel ellipticis 1—1.5 mm longis 0.4—0.7 mm latis utrinque compacte argenteo-pubescentibus, in verticillos 6—10 quaternis-senis congestis. Scapi foliis sublongiores vel eis subaequilongi, dense semisquarrose albo-pilosi, sparse parviglandulosi. Flores apice scaporum plerumque bini, rarius singuli vel terni; bracteae lineari-lanceolatae, margine membranaceae et albo-ciliatae, supra sparse nigro- et albo-pilosae, 2 mm longae, 0.5 mm latae; calyx tubuloso-campanulatus, 7—9 mm longus, dense albo-villosus et breviter nigro-pilosus, tubo 5—6 mm longo, dentibus anguste lanceolatis vel lineari-lanceolatis 2—3 mm longis dense nigro-pilosis; corolla cyaneo-violacea, vexillo 10—13 mm longo, lamina suborbiculari (9×9 mm), apice profunde sinuato bilobo, basi in unguem abrupte angustato, alis 9—12 mm longis, lamina superne dilatata, haud sinuata, carina 8.5—11 mm longa, mucrone ad 0.5 mm longo; ovarium glabrum. Legumina ignota.

Typus: Respublica Popularis Mongoliae, montes Altaj Mongolicus, jugum Sutaj, mons Tsastu-Bogdo-ula, declive austro-orientale, in fluxu superiore fl. Dzujlijn-gol, 3400 m s. m., pratum cobresioso-caricetosum uliginosum, 24 VI 1971, № 234, V. I. Grubov, N. Ulzijchutag, Sch. Darijma.

Typus in Herbario Instituti Botanici Acad. Sci. URSS (Leningrad), isotypus in Herbario Instituti Botanici Acad. Sci. Respublicae Popularis Mongoliae (Ulan-Bator) conservatur.

Affinitas: Species *O. chionobiae* Bunge et *O. oliganthae* Bunge affinis, a quibus tamen foliolis minutissimis 1—1.5 mm longis 0.4—0.7 mm latis, verticillis in folio 6—10, necnon vexillo 10—13 mm longo (nec 13—16 mm longo) et notis aliis bene differt.

Species in regione altimontana ad schistosa mobilia et in pratis cobresioso-caricetosis ad limitem nivis habitat.

Sect. 12. *Gobicola* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1, (Sp. *Oxytr.*) : 160.

67. *O. gracillima* Bunge, 1843, Linnaea, 17 : 5. — *O. minutiflora* Jurtz. 1964, Новости сист. высш. раст. 1964 : 207. — МНР (Ханг., Монг.-Даур., Ср. Халха, Вост. Монг., Вост. Гоби, Котл. оз., Дол. оз.). — Эндемик.

68. *O. racemosa* Turcz. 1832, Bull. Soc. Nat. Moscou, 5 : 187. — МНР (Котл. оз.: р. Тэс; Вост. Гоби: Бухын муу-ус), Китай (Внутр. Монг.). — Субэндемик.

Sect. 13. *Polyadena* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 152.

Ser. 1. *Physocarpae* Gontsch. [1948, Фл. СССР, 13 : 214, descr. ross.]. — Legumina tenuiter membranacea, vesiculoso-inflata.

Typus: *O. physocarpa* Ledeb.

69. *O. trichophysa* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 158. — МНР (Ханг., Хобд., Монг. Алт., Гоби-Алт., Котл. оз.), Зап. Сибирь (Алт.), Зап. Китай (Кульджа).

Ser. 2. *Muricatae* Schischk. [1948, Фл. СССР, 13 : 215, descr. ross.]. — Legumina glandulosa, non pilosa.

Typus: *O. muricata* (Pall.) DC.

70. *O. muricata* (Pall.) DC. 1802, *Astrag.* : 86; idem, 1825, Prodr. 2 : 280. — *Phaca muricata* Pall. 1776, Reise, 3 : 746. — *Astragalus muricatus* (Pall.) Pall. 1800, Sp. *Astrag.* : 89. — МНР (Прихубс., Ханг., Монг.-Даур.?, Гоби-Алт.), Зап. Сибирь (Алт.), Вост. Сибирь (Анг.-Саян., Даур.).

71. *O. microphylla* (Pall.) DC. 1802, *Astrag.* : 83. — *Phaca microphylla* Pall. 1776, Reise, 3 : 744. — *Astragalus microphyllus* (Pall.) Pall. 1800, Sp. *Astrag.* : 92. — *Oxytropis tibetica* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 155. — МНР (Вост. Монг., Ср. Халха, Хобд, Монг. Алт., Котл. оз.), Вост. Сибирь (Даур.), Индия, Китай (Тибет, Шэньси), Сев. Пакистан.

72. *O. pseudoglandulosa* Gontsch. ex Grub. 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 18. — МНР (Прихубс.: Хилин, Хэнт., Ханг., Монг.-Даур.). — Эндемик.

Ser. 3. *Glandulosae* Schischk. [1948, Фл. СССР, 13 : 217, descr. ross.]. — Folia subglabra vel parcissime pubescentia, viridula. Legumina albo-pilosa et glandulosa.

Typus: *O. glandulosa* Turcz.

73. *O. glandulosa* Turcz. [1838, Bull. Soc. Nat. Moscou, 11 : 9, nom. nud.] 1842, op. cit. 15, 4 : 754. — МНР (Прихубс., Ханг.), Вост. Сибирь (Даур.). — Субэндемик.

74. *O. falcata* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 156. — МНР (Монг. Алт.), Китай (Джунг., Тибет).

Sect. 14. *Gloeocephala* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 108.

Ser. 1. *Pulvinatae* Ulzij., ser. nova. — Plantae pulvinos magnos compactos formantes. Legumina magna, valde inflata, globoso-ovoidea.

Typus: *O. fragilifolia* Ulzij.

75. ***O. fragilifolia*** **Ulzij., sp. nova.**

Planta perennis, acaulis, copiose glandulosa, radice robusta crassa, caudice incrassato ramoso, caulibus multis lignescentibus ramosis arcte approximatis, caespites pulvinatos compactos ad 25 cm in diam. formans. Ramuli petiolis foliorum brevibus (2—4 cm longis) induratis et fragilibus sed non spinescentibus albidis dense obsiti. Stipulae petiolo alte adnatae, inter se liberae (parte libera membranacea), triangulari-lanceolatae, acuminatae, nervo uno viridi percursae, margine longe ciliatae, supra (ab exteriore) appresse albo-pilosae. Folia oblonga, 2—4 cm longa, ad rhachidem petiolumque squarrose albo-pilosa et sparse glandulosa, foliolis 7—9 (10)-jugis carnosulis parvis angustisque lineari-oblongis vel oblongo-ellipticis apice obtusis, marginibus involutis, quam ob rem anguste lineares videntur, 3—8 (9) mm longis, 1—1.5 mm latis, in sicco facile deciduis, viridibus, subglabris, copiose verrucoso-glandulosis, margine remote ciliatis. Pedunculi numerosi, foliis sublongiores vel eis subaequilongi, pilis albis sparsis (in inflorescentia tantum nigris immixtis) tecti, parce glandulosi. Racemi breves, 3—3.5 cm longi, 3—4 (5)-flori, bracteae lineari-lanceolatae, tenuiter acutatae, calyci aequilongae vel ea subbreviores, glandulosae, supra albo- et nigro-pilosae; pedicelli 1—2 mm longi; calyx membranaceus, campanulato-tubulosus, 9—12 mm longus, 4.5—6 mm latus, pilis nigris appressis albis immixtis dense tectus, non glandulosus, apice oblique truncatus, dentibus lanceolatis 1—2 mm longis, tubo 5—6-plo brevioribus margine nigro-ciliatis; corolla violacea, vexillo 17—22 mm longo 7—11 mm lato orbiculari-obovato vel ovali haud sinuato, in unguem sensim angustato; alis 16—19 mm longis, 4.5—5 mm latis, auriculatis, auriculis basi sacculiformibus; carina alis breviore 14—17 mm longa uncinato-rostrata, rostro 1—2 mm longo. Ovarium

sparse albo- et nigro-pilosum, indistincte glandulosum. Legumina tenuiter membranacea, inflata, late ovoidea, 20—28 mm longa, 13—18 mm lata, rostello brevi inflexo 3—4 mm longo, subglabra et minute verrucoso-glandulosa, subbilocularia, ad suturam utramque septata, septo ventrali 2 mm lato, dorsali vero 3 mm lato, stipite recto 2—3 mm longo; semina fusca, orbiculari-reniformia, 3 mm longa.

Typus: Respublica Popularis Mongoliae, montes Altaj Mongolicus, jugum Chassagtu-Chajrchan, in parte superiore angustiarum Chunkerijn-ama, sub cacumine Tsagan-Irmeg 2980 m s. m. in declivitate ad meridiem exposita, in schistosis, 23 VIII 1972, № 1157, V. I. Grubov, N. Ulzijchuttag D. Tzetzegma.

Typus in Herbario Instituti Botanici Acad. S i. URSS (Leningrad), isotypi in Herbario Instituti Botanici Acad. Sci. Respublicae Popularis Mongoliae et cathedrae Botanicae Universitatis Mongolicae (Ulan-Bator) conservatur.

Paratypi: Altaj Gobicus, Baga-Bogdo-ula, angustiae Bumbugurijn-ama, sub trajectu, in declivitate abrupta lapidosa ad septentrionem exposita, 21 VIII 1967, N. Ulzijchutag, P. Avgaangongor; Altaj Mongolicus, opp. Burchan-Buudaj-ula, declive generale boreale, regio altimontana 3000 m s. m., 19 VI 1973, № 5222/118, D. Banzragcz, S. Munchbajar; ibidem, declive generale montis, ad latera alveorum siccorum 2000 m s. m., 19 VI 1973, № 5226/122, D. Banzragcz, S. Munchbajar.

Affinitas: Species distinctissima. A speciebus proximis sectionis *Gloeocephala* Bunge leguminibus magnis inflatis late ovoideis glandulosis, pedunculis brevibus, racemis paucifloris capitatis, foliolis paucijugis (ad 10-jugis), necnon habitu pulviniformi bene differt.

Habitatio: Altaj Mongolicus et Gobicus (juga Chassagtu-Chajrchan, Burchan-Buudaj et Gurban-Bogdo), in regione altimontana ad declivia lapidosa aperta et in schistosis.

Sect. 15. *Leucopodia* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*): 130.

76. *O. squamulosa* DC. 1802, *Astrag.* : 79; idem, 1825, Prodr. 2 : 278. — МНР (Вост. Монг., Монг. Алт., Гоби-Алт., Котл. оз., Ср. Халха, Вост. Гоби), Зап. Сибирь (Алт.), Вост. Сибирь (Даур.), Китай (Внутр. Монг.).

Subgen. IV. *Triticaria* Vass. 1948, Фл. СССР, 13 : 542, 227.

Sect. 16. *Brachytropis* Ulzij., sect. nova. — Carina breviter mucronata, mucrone 1—2 mm longo. Bracteae 13—17 mm longae, lanceolatae vel lineari-lanceolatae, rigidae, rigide ciliatae.

Typus: *O. komarovii* Vass.

77. *O. komarovii* Vass. [1948, Фл. СССР, 13 : 228, descr. ross.] 1960, Бот. мат. (Ленинград), 20 : 249. — МНР (Прихинг.), Вост. Сибирь (Даур.), Китай (Дунбэй). — Субэндемик.

Subgen. V. *Physoxytropis* Bunge, 1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 22, 1 (Sp. *Oxytr.*) : 161.

Sect. 17. *Polyscapa* Ulzij., sect. nova. — Scapi breves, 1—1.5 (2) cm longi, numerosi, uniflori. Foliola 2—3 (4)-juga, longe dense albo-pilosa. Legumen semibiloculare.

Typus: *O. bungei* Kom.

Sectio monotypica.

78. *O. bungei* Kom. 1914, Feddes Repert. 13 : 229. — МНР (Ханг., Ср. Халха, Монг. Алт., Гоби-Алт., Котл. оз., Дол. оз., Вост. Гоби: зап.). — Эндемик.

ЛИТЕРАТУРА

Абдусалямова Л. Н. (1969а). Новые таксоны рода *Oxytropis* DC. из Таджикистана. ДАН Тадж.ССР, 13, 4 : 59—63. — 1969б. К систематике рода *Oxytropis* DC. ДАН Тадж.ССР, 12, 6 : 55—56.

Базилевская Н. А. 1924. Новые виды рода *Oxytropis* DC. и рода *Astragalus* L. Енисейской губ. Бот. мат. (Ленинград), 5.

Байтенов М. С. 1961. Род остролодочник (остролодка). Флора Казахстана, 5 : 330—411.

В а с и л ь ч е н к о И. Т. **1966.** Новый подрод *Tragacanthoxytropis* Vass. рода *Oxytropis* DC. Нов. сист. высш. раст. : 182. — **1970а.** Новые серии и подсекции рода *Oxytropis* DC. Нов. сист. высш. раст., 6 : 155—160. — **1970б.** Новые виды рода *Oxytropis* DC. из Центральной Азии. Нов. сист. высш. раст., 6 : 152—154.

В а с и л ь ч е н к о И. Т., Б. А. Ф е д ч е н к о, Б. К. Ш и ш к и н. **1948.** Род остролодочник — *Oxytropis* DC. Флора СССР, 13.

Г р у б о в В. И. **1955а.** Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комис. АН СССР, 67. — **1955б.** Новые виды флоры Монголии. Бот. мат. (Ленинград), 17. — **1972.** Дополнения и исправления к «Конспекту флоры Монгольской Народной Республики». Нов. сист. высш. раст., 9 : 270—298.

К р ы л о в П. Н. **1903—1908.** Флора Алтая и Томской губернии. Руководство к определению растений Западной Сибири. 1—2. — **1933.** Флора Западной Сибири, 7.

П а в л о в Н. В. **1929а.** Введение в растительный покров Хангайской горной страны. Матер. Комис. по исследованию Монгольской и Тану-Тувинской народных республик и Бурят-Монгольской АССР, 2. — **1929б.** Материалы к флоре северной и средней Монголии, вывезенные из ботанических экспедиций 1924 и 1926 гг. Бюлл. МОИП (отд. биол.), нов. сер., 38, 1—2.

П о л о ж и й А. В. **1956.** Новые виды и разновидности рода *Oxytropis* DC. из Средней Сибири. Сист. зам. Герб. Томск. унив., 79—80, 2—3. — **1960.** Флора Красноярского края (бобовые), 6. — **1965.** Бобовые Средней Сибири. Автореф. докт. дис. Томск.

У л з и й х у т а г Н. **1971а.** Новая секция и новый вид рода *Oxytropis* DC. во флоре Монголии. Бот. ж., 56, 8. — **1971б.** Новый вид *Oxytropis* DC. из Монголии. Бот. ж., 56, 12. — **1972.** Род *Oxytropis* DC. в Монгольской Народной Республике (систематика, география, экология, филогения и хозяйственное значение). Автореф. канд. дис. Улан-Бутор.

Ю р ц е в Б. А. **1961.** О новых видах остролодочников из Сибири. Бот. мат. (Ленинград), 21. — **1964.** Конспект системы секции *Baicalia* Bge. рода *Oxytropis.* Нов. сист. высш. раст. : 191—218.

A l i S. I. **1959.** Revision of the genus *Oxytropis* from W. Pakistan and N.-W. Himalayas. Phyton, 8, 1—2, 49—62.

B a r n e b y R. C. **1951.** New names in *Oxytropis.* Leafl. West. Bot., 6, 5 : 3. — **1952.** A revision of the North American species of *Oxytropis* DC. Proc. Calif. Acad. Sci., Ser. 4, 27, 7 : 312. — **1963.** Notes on *Oxytropis.* Leafl. West. Bot., 10, 2 : 21—24.

B u n g e A. **1874.** Species genris *Oxytropis* DC. Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), ser. 7, 22, 1 : 1—166.

D e C a n d o l l e A. P. **1802.** Astragalogia, nempe *Astragali*, *Biserrulae* et *Oxytropidis*, nec non *Phacae*, *Coluteae* et *Lessertiae* historia iconibus illustrata. Parisiis. — **1825.** Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, 2. Paris.

F e r n a l d M. L. **1928.** The genus *Oxytropis* in Northeastern America. Rhodora, 30 (356) : 137—155.

G r a y A. **1884.** A revision of the North American species of the genus *Oxytropis* DC. Proc. Amer. Acad. Arts Sci., Nov. ser., 12 (20), Boston.

G u t e r m a n n W., H. M e r x m ü l l e r. **1961.** Die europäischen Sippen von *Oxytropis* sectio *Oxytropis.* Mitt. Bot. Staatssaamml. München, 4 : 199—275.

H u l t é n E. **1949.** New species of *Astragalus* and *Oxytropis* from Alaska and Yukon. Ark. Bot. (Stockholm), 33B, 1 : 1—5.

K ö e i e M., K. H. R e c h i n g e r. **1957.** Symbolae Afghanicae, 3. *Leguminosae.* Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk., 9, 3.

P e t e r - S t i b a l E. **1938.** Revision der chinesischen *Astragalus*- und *Oxytropis*-Arten. Acta Horti Gotoburg, 12 : 21—85.

P o r s i l d A. E. **1951.** Botany of southeastern Yukon adjacent to the Canol Road. *Oxytropis.* Nat. Mus. Canada Bull., 121 : 240—248.

Институт ботаники АН МНР,
Улан-Батор, МНР.

Получено 16 VIII 1977.

S U M M A R Y

Taxonomical treatment of species of the genus *Oxytropis* DC. from Mongolian People's Republic flora has been carried out. On the basis of treatment of herbarium materials, 78 *Oxytropis* species, pertaining to 17 sections and 5 subgenera, have been stated for Mongolian flora. The conspect of species in the flora of Mongolia is presented.

УДК 582.26 : 581.4

С. И. Генкал, Г. В. Кузьмин

БИОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ОСНОВНЫХ СТРУКТУРНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ СТВОРОК У ВИДОВ *STEPHANODISCUS* EHR. (*BACILLARIOPHYTA*)

S. I. GENKAL, G. V. KUZMIN. BIOMETRIC ANALYSIS OF MAIN STRUCTURAL ELEMENTS OF VALVES IN THE SPECIES OF GENUS *STEPHANODISCUS* EHR. (*BACILLARIOPHYTA*)

Излагаются данные по применению биометрических методов к анализу морфологической изменчивости структурных элементов створки. Показана широкая вариабельность признаков, в связи с чем рекомендуется в диагнозах рода указывать диапазон изменчивости всех структурных элементов створки. Использование таксономических коэффициентов и корреляционных плеяд показало, что элементы ультратонкого строения панциря имеют не менее важное значение в систематике рода, чем элементы микроструктуры.

В последнее время в литературе все шире рекомендуется внедрять математические методы в практику таксономических исследований (Шмидт, 1964; Голлербах, 1965; Тахтаджян, 1965; Лавренко, Федоров, 1970; Голлербах, Окснер, 1973). В. М. Шмидт (1963, 1964) подчеркивал, что применение даже самых элементарных статистических приемов может предоставить в распоряжение систематика ценные объективные сведения и избежать субъективизма в интерпретации биологических данных. Однако в альгологической литературе указываются лишь отдельные попытки использования этих методов (Hasle, 1962; Kalbe, 1973; Скабичевский, 1973, 1974). В современной систематике диатомовых водорослей принципиальное значение приобретает вопрос о возможности использования в диагностических целях наряду с элементами структуры, видимые в световой микроскоп, данных электронной микроскопии по ультратонкому строению панциря (Kolbe, 1948, 1951; Ross, 1963; Helmcke, 1966; Hasle, Heimdal, 1970; Round, 1970; Ross, Sims, 1972; Прошкина-Лавренко, 1974, а, б; Okuno, 1975; Макарова, 1976а, б).

При изучении в трансмиссионном электронном микроскопе видов рода *Stephanodiscus* нами было просмотрено более 1000 негативов размером 6×9 см. Это дало возможность произвести измерения и подсчет основных структурных элементов створки у большинства видов непосредственно на негативах. При проведении исследований мы придерживались рекомендаций, принятых на Третьем симпозиуме по современным и ископаемым диатомовым водорослям.[1] Для получения статистических характеристик и коэффициентов корреляции результаты были обработаны на ЭВМ «Минск-22». Интерпретация полученных коэффициентов проводилась методом корреляционных плеяд (Терентьев, 1959, 1960).

Биометрический анализ охватывал следующие параметры: диаметр створок (в мкм), число ребер в 10 мкм, число ареол в 10 мкм в центре и

[1] Материалы симпозиума опубликованы в Ботаническом журнале (т. 62, в. 2, 1977). Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям.

ТАБЛИЦА 1

Результаты измерения некоторых структурных элементов створок видов рода *Stephanodiscus*

Элемент	Колебания размеров элемента	M ± m	σ	Коэффициент вариации, CV
S. astraea var. *astraea* (n=70)				
Диаметр створок, мкм	42.4—20	29.94±0.47	4.00	13
Число ребер в 10 мкм	11—6	7.52±0.10	0.88	11
Число ареол в 10 мкм в центре створки	22—14	19.11±0.19	1.62	8
Число ареол у края створки	3—2	2.85±0.04	0.35	12
S. astraea var. *intermedius* (n=60)				
Диаметр створок, мкм	31.4—14.5	20.75±0.52	4.06	19
Число ребер в 10 мкм	9—6	7.03±0.10	0.84	11
Число ареол в 10 мкм в центре створки	26—10	19.73±0.26	2.03	10
Число ареол у края створки	4—3	3.13±0.04	0.34	10
S. astraea var. *minutulus* (n=125)				
Диаметр створок, мкм	27.7—11.4	17.06±0.27	3.07	17
Число ребер в 10 мкм	12—8	10.96±0.07	0.88	8
Число ареол в 10 мкм в центре створки	26—11	20.77±0.19	2.18	10
Число ареол у края створки	3—2	2.11±0.02	0.31	14
S. tenuis var. *tenuis* (n=60)				
Диаметр створок, мкм	24.7—11.4	16.66±0.41	3.18	19
Число ребер в 10 мкм	10—6	7.50±0.13	1.03	13
Число ареол в 10 мкм в центре створки	36—22	29.12±0.36	2.81	9
Число ареол у края створки	6—4	4.58±0.08	0.64	14
S. tenuis var. *tener* (n=85)				
Диаметр створок, мкм	14.4—7.6	10.46±0.17	1.59	15
Число ребер в 10 мкм	12—8	10.39±0.15	1.39	13
Число ареол в 10 мкм в центре створки	40—30	35.05±0.19	1.79	5
Число ареол у края створки	4—2	3.32±0.05	0.51	15
Число краевых подпертых выростов	13—7	9.77±0.15	1.44	14
S. hantzschii (n=50)				
Диаметр створок, мкм	18.2—8.7	11.50±0.32	2.27	19
Число ребер в 10 мкм	12—7	10.26±0.15	1.41	13
Число ареол в 10 мкм в центре створки	35—25	27.89±0.38	2.68	9
Число ареол у края створки	3—2	2.38±0.06	0.49	20
S. triporus Genkal et Kuzmin (n=90)				
Диаметр створок, мкм	10.6—3.7	7.73±0.13	1.32	17
Число ребер в 10 мкм	35—14	17.05±0.37	3.62	21
Число ареол в 10 мкм в центре створки	60—30	41.73±0.56	5.41	12
Число ареол у края створки	3—1	2.01±0.01	0.18	9
S. perforatus (n=70)				
Диаметр створок, мкм	10—2.5	6.12±0.18	1.85	30
Число ребер в 10 мкм	30—10	15.69±0.40	4.06	25
Число ареол в 10 мкм в центре створки	60—25	42.24±0.92	9.22	21
Число ареол у края створки	3—2	2.51±0.05	0.50	20
Число краевых подпертых выростов	8—3	5.14±0.10	0.85	16

Элемент	Колебания размеров элемента	M ± m	σ	Коэффициент вариации, CV
		S. dubius ssp. *dubius* (n=90)		
Диаметр створок, мкм	25.0—7.1	13.06±0.44	4.26	32
Число ребер в 10 мкм	17—9	12.35±0.16	1.53	12
Число ареол в 10 мкм в центре створки	40—25	37.99±0.46	4.44	14
Число ареол у края створки	4—3	3.17±0.04	0.38	12
Число подпертых выростов на створке	17—1	2.96±0.31	3.03	102
		S. invisitatus (n=100)		
Диаметр створок, мкм	14—8	11.20±0.10	1.00	9
Число ребер в 10 мкм	20—14	16.80±0.12	1.20	7
Число ареол в 10 мкм в центре створки	44—28	34.20±0.29	2.90	9
Число ареол у края створки	2	—	—	—
Число краевых подпертых выростов	15—7	11.60±0.16	1.60	14
		S. makarovae (n=100)		
Диаметр створок, мкм	[5.3—3	3.70±0.05	0.50	14
Число ребер в 10 мкм	30—18	24.00±0.28	2.80	11
Число ареол в 10 мкм в центре створки	61—33	48.20±0.58	5.80	12
Число ареол у края створки	2	—	—	—
Число краевых подпертых выростов	6—3	4.30±0.06	0.60	14

Примечание. n — число промеренных негативов.

у края створки, число краевых подпертых выростов и их число на створке. Необходимо заметить, что число краевых подпертых выростов у некоторых видов трудно подсчитать, так как они маскируются грубой структурой загиба створки и шипами, что отмечалось ранее Раундом (Round, 1970).

Суммированные данные представлены в табл. 1, из которой следует, что диаметр створок в большей степени варьирует у *S. dubius* (Fricke) Hust. ssp. *dubius* (коэффициент вариации, CV=32) и в меньшей — у *S. invisitatus* Hohn et Hellerman (CV=9), причем пределы диаметра створок для *S. astraea* var. *intermedius* Fricke и *S. dubius* ssp. *dubius* отличаются от приводимых в диагнозах Hustedt, 1927; (Забелина и др., 1951; Cleve-Euler, 1951). Число ребер в 10 мкм наиболее изменчиво у *S. perforatus* Genkal et Kuzmin (CV=25), а наименее — у *S. invisitatus* (CV=7). Среднее арифметическое, нижняя и верхняя границы числа ребер в 10 мкм у *S. astraea* var. *astraea*, *S. astraea* var. *minutulus* (Kütz.) Grun. и *S. dubius* ssp. *dubius* отличаются от диагнозов, приводимых Клеве-Эйлер (Cleve-Euler, 1951). Число ареол в 10 мкм наиболее вариабельно у *S. perforatus* (CV=21), наименее — у *S. tenuis* var. *tener* Genkal et Kuzmin (CV=5), причем верхняя граница числа ареол в 10 мкм у *S. tenuis* var. *tenuis* отличается от диагноза (Huber-Pestalozzi, 1942). Число ареол близ края створки в большей степени варьирует у *S. hantzschii* Grun. и *S. perforatus* (CV=20), но постоянно у *S. invisitatus* и *S. makarovae* Genkal. Число краевых подпертых выростов у видов *S. tenius* var. *tener*, *S. perforatus*, *S. invisitatus*, *S. makarovae* изменяется в одинаковой степени (CV=14—16). Подпертый вырост на створке у большинства видов единичный, реже отсутствует, и лишь у *S. dubius* ssp. *dubius* их количество может доходить до 17 (CV=102).

ТАБЛИЦА 2

Значение коэффициентов корреляции между элементами створки у видов рода *Stephanoduscus*

Коэффициент корреляции	*S. astraea* var. *astraea*	*S. astraea* var. *intermedius*	*S. astraea* var. *minutulus*	*S. tenuis* var. *tenuis*
r_{1-2}	—0.32	—0.04	—0.16	—0.56
t_r	—2.80	—0.30	—1.83	—5.17
r_{1-3}	—0.42	—0.04	—0.29	—0.65
t_r	—3.89	—0.33	—3.39	—6.64
r_{1-4}	—0.10	+0.14	—0.12	+0.39
t_r	—0.83	+1.08	—1.36	+3.32
r_{2-3}	+0.10	+0.24	—0.01	+0.39
t_r	+0.90	+1.90	—0.14	+3.23
r_{2-4}	—0.50	—0.42	—0.07	—0.64
t_r	—4.76	—3.58	—0.78	—6.47
r_{3-4}	+0.33	+0.05	—0.01	—0.00
t_r	+2.91	+0.39	—0.11	—0.05
	S. tenuis var. *tener*	*S. hantzschii*	*S. triporus*	*S. perforatus*
r_{1-2}	—0.37	—0.63	—0.68	—0.82
t_r	—3.65	—5.67	—8.99	—12.26
r_{1-3}	0	—0.37	—0.49	—0.81
t_r	—0.08	—2.77	—5.35	—11.40
r_{1-4}	+0.41	+0.44	+0.13	—0.02
t_r	+4.18	+3.47	+1.25	—0.23
r_{1-5}	+0.66	—	—	+0.43
t_r	+8.25	—	—	+4.03
r_{2-3}	+0.13	+0.23	+0.53	+0.71
t_r	+1.21	+1.63	+5.96	+8.53
r_{2-4}	—0.53	—0.34	—0.05	—0.18
t_r	—5.81	—2.58	—0.48	—1.57
r_{2-5}	—0.03	—	—	—0.37
t_r	—0.34	—	—	—3.29
r_{3-4}	+0.04	+0.07	—0.18	0
t_r	+0.39	+0.52	—1.80	0
r_{3-5}	+0.18	—	—	—0.25
t_r	+1.73	—	—	—2.20
r_{4-5}	+0.06	—	—	0
t_r	+0.60	—	—	+0.04
	S. dubius ssp. *dubius*	*S. invisitatus*	*S. makarovae*	
r_{1-2}	+0.16	—0.46	—0.36	
t_r	+1.53	—5.20	—3.80	
r_{1-3}	—0.48	—0.36	—0.44	
t_r	—5.15	—3.80	—4.90	
r_{1-4}	—0.12	—	—	
r_r	—1.16	—	—	
r_{1-5}	—	+0.59	+0.38	
t_r	—	+7.40	+4.10	
r_{1-6}	+0.73	—	—	
t_r	+10.13	—	—	
r_{2-3}	+0.11	—0.14	+0.26	
t_r	+1.05	—1.40	+2.70	
r_{2-4}	—0.24	—	—	
t_r	—2.33	—	—	
r_{2-5}	—	—0.18	—0.02	
t_r	—	—1.80	—0.20	
r_{2-6}	+0.15	—	—	
t_r	+1.48	—	—	
r_{3-4}	+0.19	—	—	
t_r	+1.82	—	—	
r_{3-5}	—	—0.17	+0.06	
t_r	—	—1.80	+0.60	
r_{3-6}	—0.37	—	—	
r_r	—3.18	—	—	
r_{4-6}	—0.10	—	—	
t_r	—0.95	—	—	

Примечание. 1 — диаметр створки, 2 — число ребер в 10 мкм, 3 — число ареол в 10 мкм в центре створки, 4 — число ареол у края створки, 5 — число краевых подпертых выростов, 6 — число подпертых выростов на створке, t_r — критерий достоверности коэффициента корреляции.

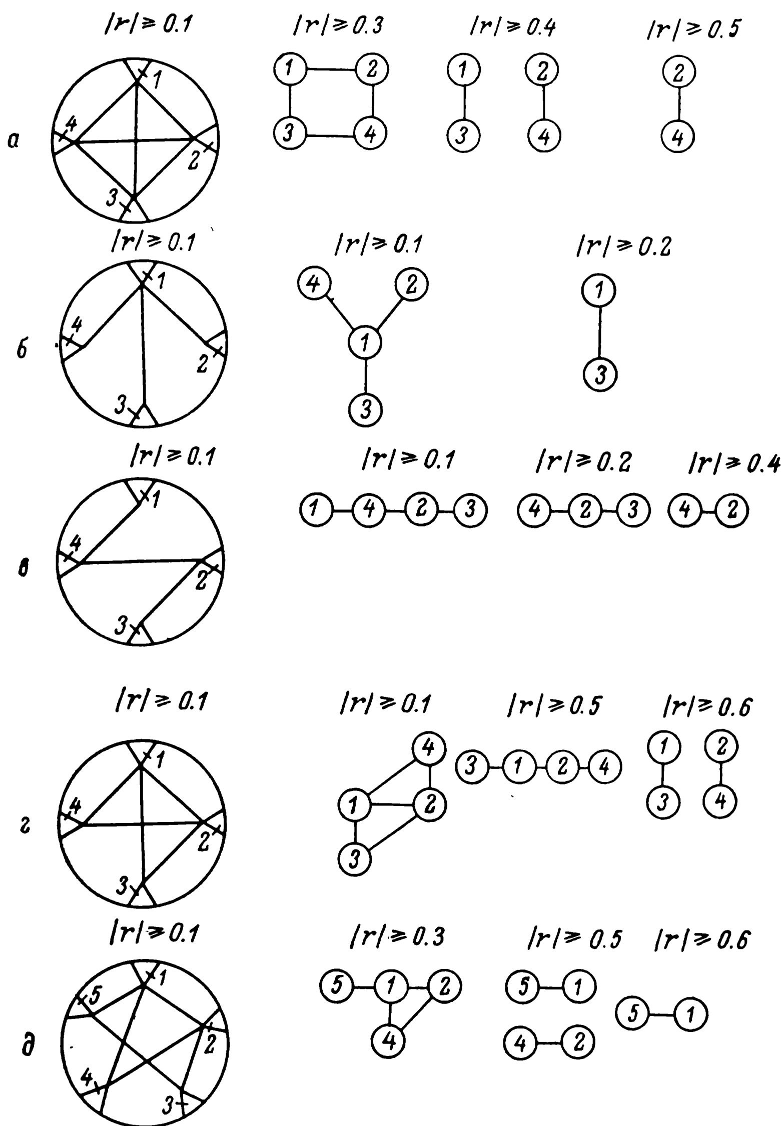


Рис. 1. Сечения корреляционного цилиндра и корреляционные плеяды видов рода *Stephanodiscus*.

а — *S. astraea* var. *astraea*, *б* — *S. astraea* var. *minutulus*, *в* — *S. astraea* var. *intermedius*, *г* — *S. tenuis* var. *tenuis*, *д* — *S. tenuis* var. *tener*.
Здесь и на рис. 2: *1* — диаметр створки, *2* — число ребер в 10 мкм, *3* — число ареол в 10 мкм в центре створки, *4* — число ареол у края створки, *5* — число краевых подпертых выростов, *r* — коэффициент корреляции.

Таким образом, все исследованные элементы структуры подвержены значительной изменчивости, причем в большей степени варьирует диаметр створок, а в меньшей — число ареол и ребер в 10 мкм. Э. Майр (1971) отмечал, что близкородственные виды иногда столь изменчивы, а пределы изменчивости перекрываются в такой степени, что ни один из признаков сам по себе не имеет диагностической ценности. Поэтому до тех пор, пока таксономист не сумеет правильно оценить значимость каждого признака, он должен рассматривать совокупность признаков и искать компромисс между использованием слишком большого и слишком малого их числа.

Г. Г. Виттенберг (1923) предложил называть сумму признаков, имеющих диагностическое значение, таксономическим коэффициентом. Е. С. Смирнов (1924) на основе анализа коэффициентов корреляции между признаками ввел термин «признаки-индикаторы». По мнению П. В. Те-

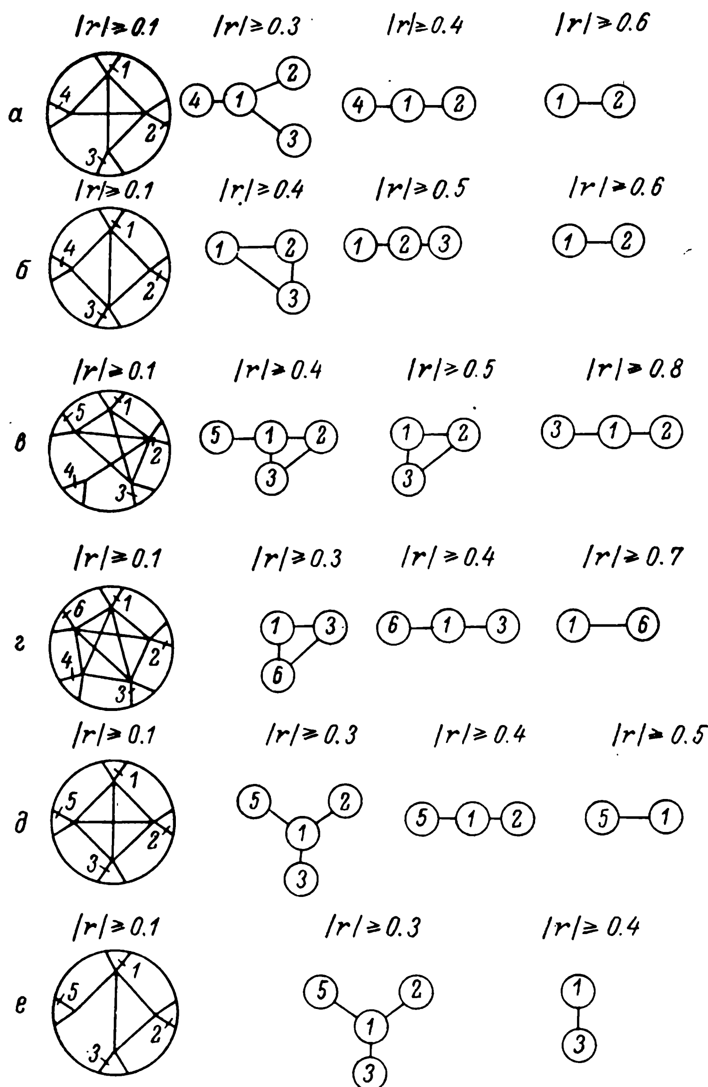


Рис. 2. Сечения корреляционного цилиндра и корреляционные плеяды видов рода *Stephanodiscus*.

а — *S. hantzschii*, б — *S. triporus*, в — *S. perforatus*, г — *S. dubius* ssp. *dubius*, д — *S. invisitatus*, е — *S. makarovae*.

рентьева (1959), только признаки-индикаторы являются настоящими признаками, передающими качественные особенности объекта. Э. Майр (1971) считает, что учитывать и оценивать при классификации можно только те признаки, которые достаточно независимы друг от друга, причем вопрос о точном смысле слова «независимый» и его определении остается спорным. По его мнению, частичный выход из этого положения заключается в том, чтобы уменьшить вес признаков в соответствии со степенью коррелированности. В. М. Шмидт (1964) указывает, что явление корреляции между морфологическими признаками представляет собой внешнее отражение глубочайших внутренних процессов, происходящих в онтогенезе, в результате опосредованного взаимодействия наследственных факторов с условиями внешней среды.

Сила и характер (положительная или отрицательная) связей между элементами представлены в табл. 2. В большинстве случаев связи между одними и теми же элементами за редким исключением носят одинаковый характер, меняясь, однако, по силе.

Уровень связи элементов, взятых в целом по всем видам, оказался довольно низким. Средняя абсолютная величина коэффициента корреляции варьировала у видов от 0.11 (*S. astraea* var. *minutulus*) до 0.44 (*S. perforatus*), составляя в среднем по всем видам 0.3. Если считать, что таксономический коэффициент должен состоять из наименее связанных признаков, то изученные элементы являются вполне диагностически подходящими. В связи с этим можно предложить следующий порядок признаков по их нисходящей таксономической ценности: число рядов ареол у края створки, число ареол в 10 мкм, число ребер в 10 мкм, число краевых подпертых выростов, число подпертых выростов на створке, диаметр створки. Однако в очень редких случаях наблюдался и другой порядок признаков.

Сечения корреляционных цилиндров и развернутые корреляционные плеяды представлены на рис. 1 и 2, где ясно прослеживается выпадение отдельных связей по мере подъема по корреляционному цилиндру. Здесь важно подчеркнуть, что в корреляционной структуре видов элементы ультраструктуры занимают важное место, и на самых высоких уровнях связи самой прочной чаще всего оставалась связь диаметра створки с элементами ультратонкого строения панциря (рис. 1, *б*, *г*, *д*; 2, *в*—*е*). И лишь в двух случаях самой прочной была связь между диаметром створки и числом ребер в 10 мкм (рис. 2, *а*, *б*).

Таким образом, правильная видовая идентификация в роде *Stephanodiscus* возможна лишь в случае, когда, помимо применяемых в настоящее время наиболее доступных признаков, видимых в СМ (диаметр створки, число ребер в 10 мкм и пр.), будут использоваться элементы ультраструктуры панциря (число ареол в 10 мкм, количество рядов ареол у края створки, число краевых подпертых выростов и микротонкое строение всех элементов). При этом в диагнозах необходимо указывать диапазоны изменчивости не только диаметра створок, но и других структурных элементов.

ЛИТЕРАТУРА

Виттенберг Г. Г. **1923**. Трематоды сем. *Cyclocoelidae* и новый принцип их систематики. Тр. Гос. инст. эксп. ветеринарии, 1, 17.

Голлербах М. М. **1965**. Основные проблемы систематики низших растений. В кн.: Проблемы современной ботаники, 1.

Голлербах М. М., А. Н. Окснер. **1973**. Актуальные проблемы изучения низших растений. Тез. докл. V делегат. съезда ВБО, Киев.

Забелина М. М., И. А. Киселев, А. И. Прошкина-Лавренко, В. С. Шешукова. **1951**. Диатомовые водоросли. В кн.: Определитель пресноводных водорослей СССР, 4.

Лавренко Е. М., А. А. Федоров. **1970**. Состояние и перспективы развития ботанической науки в СССР. Бот. ж., 55, 3.

Майр Э. **1971**. Принципы зоологической систематики.

Макарова И. В. **1976а**. Новые данные о морфологии нескольких видов рода *Thalassiosira* Cl. из Тихого океана, изученных с помощью трансмиссионного электронного микроскопа. Бот. ж., 61, 5. — **1976б**. Морфологическая изменчивость панциря некоторых видов рода *Thalassiosira* Cl. и ее таксономическое значение. Бот. ж., 61, 11.

Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям. **1977**. Бот. ж., 62, 2.

Прошкина-Лавренко А. И. **1974а**. О таксономии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). Бот. ж., 59, 6. — **1974б**. Принципы систематики диатомовых водорослей. В кн.: Диатомовые водоросли СССР, I.

Скабичевский А. П. **1973**. О некоторых популяциях стефанодискуса звездчатого (*Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun.). Бюлл. МОИП, Отд. биол., 78, 2. — **1974**. Популяции *Stephanodiscus dubius* (Fricke) Hust. в Новосибирском водохранилище. В кн.: Водные и наземные сообщества низших растений Сибири. Новосибирск.

Смирнов Е. С. **1924**. Анализ распределения и соотношения признаков в систематических категориях. Докл. Росс. Акад. наук, IV—VI.

Тахтаджян А. Л. **1965**. Теоретическое и практическое значение систематики растений и пути ее развития. Ж. общ. биол., 26, 4.

Терентьев П. В. **1959**. Метод корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ, серия биол., 9, 2. — **1960**. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. В кн.: Применение математических методов в биологии. Л.

Шмидт В. М. **1963.** Корреляционная структура признаков некоторых видов и форм зубчатки *Odontites* Zinn. (сем. *Scrophulariaceae*). В кн.: Применение математических методов в биологии, 2.
Шмидт В. М. **1964.** Биометрический метод в ботанической систематике Бот. ж., 49, 1.
Cleve-Euler A. **1951.** Die diatomeen von Schweden und Finnland, Kungl. Svensk. Vet.-Akad. Handl., 1, 1.
Hasle G. R. **1962.** Three *Cyclotella* species from marine localities studied in the light and electron microscopes. Nova Hedwigia, 4, 3/4.
Hasle G. R., B. R. Heimdal. **1970.** Some species of the centric diatom genus *Thalassiosira* studied in the light and electron microscopes. Beih. Nova Hedwigia, 31.
Helmcke J. G. **1966.** Gedanken bei der Betrachtung von Diatomeenschalen im elektronenmikroskopischen Bild. Forsch. und Fortschr., 40, 1.
Huber-Pestalozzi G. **1942.** Das Phytoplankton des Susswassers. In.: Thienemann's Binnengewasser. 16, 2, 2.
Hustedt F. **1927.** Die Kieselalgen. In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora Deutschland Österreichs und der Schweiz, 7, 1.
Kalbe L. **1973.** Über die Variabilitat von *Stephanodiscus hantzschii* Grun. Hydrobiologia, 42, 1.
Kolbe R. W. **1948.** Elektronenmikroskopischen Untersuchungen von Diatomeen-membranen. I. Ark. Bot., 33 A, 17.
Kolbe R. W. **1951.** Elektronenmikroskopische Untersuchungen von Diatomeenmembranen. II. Svensk. Bot. Tidskr., 45, 4.
Okuno H. **1975.** The fine structure of the frustules of the *Bacillariophyta.* Adw. Phycol. Japan.
Ross R. **1963.** Ultrasructure research as an aid in the classification of diatoms. Ann. N. Y. Acad. Sci., 108, 2.
Ross R., P. A. Sims. **1972.** The fine structure of the frustule in centric diatoms: a suggested terminology. Br. phycol. J., 7.
Round F. E. **1970.** The deliniation of the genera *Cyclotella* and *Stephanodiscus* by light microscopy transmission and reflecting electron microscopy. Beih. Nova Hedwigia, 31.

Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 26 VII 1977.

SUMMARY

Biometrical analysis has revealed a great morphological variability of valve structural elements. In view of this it is recommended to indicate the variability range of all structural elements of valves in diagnoses. The usage of taxonomical coefficients and correlation pleiads made it possible to determine, that elements of shell microstructure are not less important in the taxonomy of the genus *Stephanodiscus* than elements of macrostructure.

УДК 576.312.32./38 : 635.527.2

А. П. Соколовская, Н. С. Пробатова

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ЗЛАКОВ (*POACEAE*) ФЛОРЫ СССР. III

A. P. SOKOLOVSKAYA, N. S. PROBATOVA.

CHROMOSOME NUMBERS OF SOME GRASSES (*POACEAE*) OF THE U. S. S. R. FLORA. III

На материале из различных районов и местообитаний получены данные о хромосомных числах для 73 видов и подвидов злаков флоры СССР. Впервые исследованы 12 таксонов. Выявлены новые диплоидные (2n=14) таксоны в роде *Poa* L. Хромосомные расы наблюдаются у *Zingeria trichopoda* (Boiss.) P. Smirn. (2n=4 и 8), *Poa bulbosa* ssp. *vivipara* (Koel.) Arcang. (2n=28 и 42) и *Dactylis glomerata* ssp. *woronowii* (Ovcz.) Stebb. et Zohary (2n=14 и 28). Освещается систематическое положение некоторых малоизученных видов *Poa* (*P. densa* Troitzky, *P. primae* Tzvel.) в связи с морфологическими особенностями растений и числами хромосом. Обсуждается проблема первичного и производных основных чисел хромосом (x) в родах *Rostraria*, *Trisetaria*, *Phalaris*, *Parapholis* и др. *Zingeria trichopoda* — третий вид с наименьшим числом хромосом 2n=4 в семействе злаков.

Излагаются новые результаты кариотаксономического исследования злаков флоры СССР, составляющие продолжение двух первых публикаций этой серии (Соколовская, Пробатова, 1975, 1978). Исследованы представители 30 родов, принадлежащих, по Н. Н. Цвелеву (1976), к трибам *Oryzeae*, *Triticeae*, *Bromeae*, *Aveneae*, *Phalarideae*, *Phleeae*, *Poeae*, *Monermeae*, *Danthonieae*, *Paniceae*.

В результате исследования 120 цитологических образцов нами установлены хромосомные числа для 73 таксонов, в том числе для 12 — впервые. Большая часть приведенного здесь материала собрана Н. С. Пробатовой в районах Кавказа. Гербарный материал, документирующий нашу работу (сборы Н. С. Пробатовой), хранится в Биолого-почвенном институте Дальневосточного научного центра (ДВНЦ) АН СССР, г. Владивосток, а сборы А. П. Соколовской и постоянные препараты — в Ленинградском государственном университете. Методика изложена в предыдущих наших работах. Установленные нами числа хромосом со ссылкой на номер документирующего образца и место сбора приводятся ниже; для сравнения указаны числа по справочнику «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) (в дальнейшем: ХЧЦР, 1969) и более поздним работам. Таксоны, для которых нами впервые установлены числа хромосом, отмечены звездочкой. Фамилии коллекторов — авторов этой статьи — сокращены: Н. П. (Н. Пробатова), А. С. (А. Соколовская).

Leersia oryzoides (L.) Sw.

2n=48. Северо-Осетинская АССР, окр. сел. Верхний Сабан, в понижении, 6 VIII 1975, № 4102, Н. П.

(2n=48, 60 — ХЧЦР, 1969; 2n=48 — A. Löve, D. Löve, 1974)

**Agropyron tanaiticum* Nevski

2n=28. Дагестанская АССР, Буйнакский р-н, близ ж.-д. ст. Кумтор-Кала, пески Сары-Кум, 13 VII 1975, № 4051, Н. П.

Agropyron cristatum ssp. *pectinatum* (Bieb.) Tzvel. (*A. pectiniforme* Roem. et Schult.)

2n=28. Дагестанская АССР, зап. окраина г. Махачкала, Ю склон горы Тарки-Тау, 15 VII 1975, № 4179, Н. П.

(2n=14, 28, 42 — ХЧЦР, 1969; 2n=14 — A. Löve, 1972; 2n=28 — Соколовская, Пробатова, 1977б).

Aegilops cylindrica Host

2n=28. Армянская ССР, Ехегнадзорский р-н, Варденисский хребет, 2300 м над ур. м., у дороги, 26 VIII 1975, № 4176, Н. П.

(2n=14, 28 — ХЧЦР, 1969; Магулаев, 1976; 2n=28 — Чопанов, Юрцев, 1976).

Aegilops triuncialis L. ssp. *triuncialis*

2n=28. Дагестанская АССР, окр. г. Дербента, отроги Джалганского хребта, склоны ущелья у зап. стены крепости Нарын-Кала, полынный сбой, 14 VII 1975, № 4177, Н. П.

(2n=28 — ХЧЦР, 1969).

Secale sylvestre Host

2n=14. Дагестанская АССР, Буйнакский р-н, 20 км к З от г. Махачкала, бархан Сары-Кум, 13 VII 1975, № 4205, Н. П.

(2n=14, 16 — ХЧЦР, 1969; 2n=14 — Магулаев, 1976).

Hordeum bulbosum L.

2n=28. Дагестанская АССР, окр. г. Дербента, отроги Джалганского хребта, в ущелье среди кустарников, 14 VII 1975, № 4282, Н. П. Азербайджанская ССР, окр. г. Шуша, разнотравно-злаковый луг на склоне, 20 VIII 1975, № 4283, Н. П.

(2n=14, 28 — ХЧЦР, 1969; 2n=28 — Чопанов, Юрцев, 1976).

Hordeum marinum ssp. *gussoneanum* (Parl.) Thell. (*H. geniculatum* All.)

2n=28. Азербайджанская ССР, Нахичеванская АССР, Ильичевский р-н, окр. сел. Юхары-Дашарг, галечник р. Арпа-чай, 24 VIII 1975, № 4280, Н. П.

(2n=14, 28 — ХЧЦР, 1969; 2n=14 — Магулаев, 1976).

Taeniatherum crinitum (Schreb.) Nevski

2n=14. Азербайджанская ССР, Нахичеванская АССР, окр. пос. Назарабад, щебнистый склон, 23 VIII 1975, № 4206, Н. П.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

Henrardia persica (Boiss.) C. E. Hubb. (var. *persica*)

2n=14. Туркмения, Хейрабад, 2 VIII 1968, № 4549, П. Чопанов.

(2n=14 — Чопанов, Юрцев, 1976).

Bromopsis ramosa ssp. *benekenii* (Lange) Tzvel. (*Zerna benekenii* (Huds.) Lindm.)

2n=28. Азербайджанская ССР, Шемахинский р-н, Пиркулинский заповедник, буково-грабовый лес с пихтой Нордмана, 19 VIII 1975, № 4228, Н. П.

(2n=28 — A. Löve, D. Löve, 1974; Роос, 1975).

Bromopsis ramosa (Huds.) Holub ssp. *ramosa* (*Zerna ramosa* (Huds.) Lindm.)

2n=42. Азербайджанская ССР, Ленкоранский р-н, 20 км к югу от г. Ленкорань, долинный лес близ Гирканского заповедника, 4 VI 1972, № 3565, Н. П.

(2n=42 — Holub et al., 1972).

**Bromopsis variegata* (Bieb.) Holub ssp. *variegata*

2n=14. Кабардино-Балкарская АССР: 1) Баксанское ущелье, окр. сел. Тегенекли, галечник р. Баксан, 1 VIII 1975, № 4074, Н. П.; 2) там же, 1 VIII 1975, № 4076, Н. П.; 3) там же, в районе пос. Чегет, склон горы Чегет, 2800 м над ур. м., горный луг, 1 VIII 1975, № 4088, Н. П.; 4) окр. сел. Азау, горный склон, 3000 м над ур. м., у скалы Старый Кругозор, 1 VIII 1975, № 4092, Н. П.; Дагестанская АССР, окр. аула Куруш, в ущелье, 1750 м над ур. м., 13 VIII 1975, № 4121, Н. П.

**Bromopsis variegata* ssp. *villosula* (Steud.) Tzvel.

2n=14. Армянская ССР, окр. г. Кировакана, горный склон, 2300 м над ур. м., субальпийский луг, 28 VIII 1975, № 4156, Н. П.

**Bromopsis biebersteinii* (Roem. et Schult.) Holub

2n=28. Дагестанская АССР, Левашинский р-н, окр. сел. Таш-Копур, горный склон, 16 VII 1975, № 4055, Н. П.

Anisantha diandra (Roth) Tutin (*Bromus diandrus* Roth)

2n=56. Азербайджанская ССР, ЮЗ окраина г. Баку близ пос. Патамдарт, пригородный лесопарк, 8 VI 1972, № 3584, Н. П.

(2n=56 — ХЧЦР, 1969).

Anisantha rubens (L.) Nevski (*Bromus rubens* L.)

2n=28. Дагестанская АССР, окр. г. Дербента, отроги Джалганского хребта, у зап. стены крепости Нарын-Кала, склоны ущелья, полынный сбой, 14 VII 1975, № 4288, Н. П.; Азербайджанская ССР: 1) ЮЗ окраина г. Баку в районе пос. Патамдарт, пригородный лесопарк, 31 V 1972, № 3706, Н. П.; 2) окр. г. Сумгаит, песчаная приморская равнина, 16 VIII 1975, № 4287, Н. П.[1]

(2n=28 — ХЧЦР, 1969).

Anisantha tectorum (L.) Nevski (*Bromus tectorum* L.)

2n=14. Армянская ССР, Красносельский р-н, песчаный берег оз. Севан в 10 км от сел. Артаниш, 27 VIII 1975, № 4289, Н. П.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

Bromus arvensis L.

2n=14. Чечено-Ингушская АССР, окр. сел. Первомайское, разнотравно-злаковый луг, 6 VIII 1975, № 4298, Н. П.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

Bromus racemosus L.

2n=28. Кабардино-Балкарская АССР, 5 км от сел. Верхняя Балкария, вверх по р. Черек Балкарский, 3 VIII 1975, № 4295, Н. П.

(2n=28 — ХЧЦР, 1969).

Bromus commutatus Schrad.

2n=28. Кабардино-Балкарская АССР, 5 км выше сел. Верхняя Балкария, луг, 3 VIII 1975, № 4297, Н. П.

(2n=14, 28, 56 — ХЧЦР, 1969).

Bromus mollis L.

2n=28. Кабардино-Балкарская АССР, окр. сел. Верхняя Балкария, луг в долине р. Черек Балкарский, 3 VIII 1975, № 4296, Н. П.

(2n=28 — ХЧЦР, 1969; Магулаев, 1976).

Bromus japonicus Thunb. ssp. *japonicus* (var. *velutinus* (Koch) Bornm.)

2n=14. Дагестанская АССР, окр. г. Дербента, отроги Джалганского хребта, ущелье у зап. стены крепости Нарын-Кала, полынный сбой, 14 VII 1975, № 4290, Н. П.

(*B. japonicus*: 2n=14 — ХЧЦР, 1969; n=7 и 21 — Mehra, Remanandan, 1973; n=14 — Mehra, Sharma, 1977a)

Bromus briziformis Fisch. et Mey.

2n=14. Дагестанская АССР, зап. окраина г. Махачкала, Ю склон горы Тарки-Тау, шибляк, 15 VII 1975, № 4293, Н. П.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

Bromus pseudodanthoniae Drob.

2n=28. Армянская ССР: 1) Сисианский р-н, окраина сел. Ангехакот, берег р. Воротан, 1760 м над ур. м., сухой галечник, 22 VIII 1975, № 4294, Н. П.; 2) 6 км от сел. Ангехакот, 2110 м над ур. м., 22 VIII 1975, № 4534, Н. П.; 3) там же, № 4533, Н. П.; Азербайджанская ССР, Нахичеванская АССР, Шахбузский р-н, окр. сел. Биченах, 2160 м над ур. м., горный склон, 22 VIII 1975, № 4619, Н. П.

(2n=14 — Schulz-Schaeffer, 1960, цит. по ХЧЦР, 1969).

Bromus scoparius L.

2n=14. Дагестанская АССР, зап. окраина г. Махачкала, Ю склон горы Тарки-Тау, каменистая степь, 15 VII 1975, № 4292, Н. П.; Азербайджанская ССР: 1) окр. г. Баку близ сел. Хурдалан, обочина дороги,

---

[1] Обр. № 4288 относится к var. *caucasica* (Hack.) Tzvel. с голыми, но шероховатыми цветковыми чешуями и более рыхлыми метелками, два других — к var. *rubens*, с очень густыми метелками и волосистыми колосками.

1 VI 1972, № 3556, Н. П. (var. *hirtulus* (Regel) Roshev.); 2) юго-зап. окраина г. Баку в районе пос. Патамдарт, обочина дороги, 1 VI 1972, № 3555, Н. П. (var. *scoparius*).

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

Bromus lanceolatus Roth (*B. macrostachys* Desf.)

2n=28. Дагестанская АССР, окр. г. Дербента, отроги Джалганского хребта, ущелье у зап. стены крепости Нарын-Кала, полынный сбой, 14 VII 1975, № 4291, Н. П.: Азербайджанская ССР, Нахичеванская АССР, Шахбузский р-н, окр. сел. Биченах, горный склон, 2160 м над ур. м., 22 VIII 1975, № 5261, Н. П.

(2n=14, 28, 56 — ХЧЦР, 1969; 2n=28 — Kožuharov, Petrova, 1973; Чопанов, Юрцев, 1976).

Helictotrichon pubescens (Huds.) Pilg.

2n=14. Ленинградская обл., Гатчинский р-н, 1.5 км к З от ж.-д. ст. Елизаветино, луг, 6 VI 1976, № 4342, Н. П.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

**Trisetaria cavanillesii* ssp. *sabulosa* Tzvel.

2n=14. Туркмения, Бадхыз, окр. кордона Кепеля, закрепленные пески, 12 V 1976. № 4529, В. Бочанцев.

Rostraria cristata (L.) Tzvel. ssp. *cristata* (*Lophochloa phleoides* (Will.) Reichb., *Koeleria phleoides* (Will.) Pers.).

2n=26. Туркмения, урочище Карабиль, 27 V 1964, № 4551, П. Чопанов.

(2n=26 — Соколовская, Пробатова, 1975; *Koeleria phleoides*: 2n=26, 28 — ХЧЦР, 1969; 2n=14 — Loon, 1974; 2n=26 — Москова, Първанова, 1975; n=6, 7, 13 — Mehra et al., 1968)

Zingeria trichopoda (Boiss.) P. Smirn.

2n=4. Азербайджанская ССР, Нахичеванская АССР, Шахбузский р-н, окр. сел. Биченах, 2160 м над ур. м., по дну эрозионной промоины, 22 VIII 1975, № 4172, Н. П.

2n=4 и 8. Армянская ССР, Сисианский р-н, 6 км от сел. Ангехакот, 2110 м над ур. м., на плато по дну эрозионной промоины, 22 VIII 1975, № 4171, Н. П.

2n=8. Армянская ССР, Мартунинский р-н, окр. сел. Яных, 2300 м над ур. м., в эрозионной промоине, 26 VIII 1975, № 4173, Н. П.

(2n=8 — Цвелев, Болховских, 1965).

Phalaroides arundinacea (L.) Rausch. ssp. *arundinacea* (*Digraphis arundinacea* (L.) Trin., *Phalaris arundinacea* L.)

2n=28. Ленинградская обл.: 1) Гатчинский р-н, берег р. Оредеж у пос. Выра, 30 VI 1974, № 37, А. С.; 2) там же, № 35, А. С.; Московская обл., окр. г. Воскресенска, долина Москва-реки, у озера, 27 VII 1975, № 4070, Н. П.; Новосибирская обл., Тогучинский р-н, окр. сел. Котрово, Салаирский кряж, черневая тайга, 29 IX 1977, № 4834, В. Селедец; Казахская ССР, Чимкентская обл., окр. сел. Ново-Николаевка, заповедник Аксу-Джабаглы, на галечнике, 10 VII 1974, № 3955, В. Федяева.

(2n=14, 28, 35, 42, 56 — ХЧЦР, 1969; 2n=28 — Mehra, Remanandan, 1973, Соколовская, Пробатова, 1976).

Phalaris minor Retz

2n=28. Туркменская ССР: 1) Кара-Калинский р-н, окр. сел. Дузлы-Депе, долина р. Сумбар, 14 V 1972, № 3514, Н. П.; 2) 15 км к З от г. Кара-Кала, на краю болотца, 20 V 1972, № 3539, Н. П.

(2n=28 — ХЧЦР, 1969).

Phalaris paradoxa L.

2n=14. Азербайджанская ССР, Ленкоранский р-н, 3 км к Ю от базы Гирканского заповедника, суходольный луг, 4 VI 1972, № 3577, Н. П.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

Phleum paniculatum Huds.

2n=28. Азербайджанская ССР, Ленкоранский р-н, 20 км к Ю от г. Ленкорань, на старой колее дороги, 4 VI 1972, № 3579, Н. П.

(2n=28 — Авдулов, 1928).

Festuca drymeja Mert. et Koch

2n=14. Азербайджанская ССР, окр. г. Кусары, дубово-грабовый лес, 16 VIII 1975, № 4165, Н. П.

(2n=14 — A. Löve, D. Löve, 1974).

Festuca gigantea (L.) Vill.

2n=42. Азербайджанская ССР, Шемахинский р-н, Пиркулинский заповедник, лиственный лес, 19 VIII 1975, № 4167, Н. П.

(2n=42 — ХЧЦР, 1969; Пробатова, Соколовская, 1978; 2n=42—+2B — Holub et al., 1972; n=14 — Mehra, Sharma, 1975).

**Festuca djimilensis* Boiss. et Bal.

2n=28. Кавказ, южн. Осетия, Средне-Ерманское ущелье, субальпийский луг, 31 VIII 1938, № 166, А. С.

Festuca valesiaca Gaud. ssp. *valesiaca*

2n=14. Кабардино-Балкарская АССР, Баксанское ущелье, окр. сел. Тегенекли, галечник р. Баксан, 1 VIII 1975, № 4073, Н. П.; Армянская ССР, окр. пос. Мартуни, 2200 м над ур. м., каменистая степь, 26 VIII 1975, № 4286, Н. П.

(2n=14 — Алексеев, 1974; A. Löve, D. Löve, 1974; 2n=28 — Mehra, Remanandan, 1973; 2n=42 — Чопанов, Юрцев, 1976).

Festuca valesiaca ssp. *brunnescens* (Tzvel.) E. Alexeev

2n=28. Дагестанская АССР: 1) Гунибский р-н, окр. сел. Верхний Гуниб, каменистый склон, 17 VII 1975, № 4061, Н. П.; 2) Хунзахский р-н, окр. сел. Амишти, горный склон, 8 VIII 1975, № 4114, Н. П.

(2n=28 — Алексеев, 1974).

Festuca valesiaca ssp. *saxatilis* (Schur) E. Alexeev

2n=42. Кабардино-Балкарская АССР, 5 км выше сел. Верхняя Балкария, долина р. Черек Балкарский, каменистые участки, 3 VIII 1975, № 4100, Н. П.[2]

(2n=42 — Алексеев, 1974).

Festuca ovina ssp. *ruprechtii* (Boiss.) Tzvel.

2n=14. Армянская ССР, окр. г. Кировакана, горный склон, 2300 м над ур. м., 28 VIII 1975, № 4163, Н. П.

(2n=14 — Соколовская, Пробатова, 1976; Пробатова, Соколовская, 1978; *F. ovina*: 2n=14, 21, 28, 35, 36, 42, 49, 67, 70 — ХЧЦР, 1969; 2n=14 — Алексеев, 1974).

Lolium persicum Boiss. et Hohen.

2n=14. Азербайджанская ССР: 1) 12 км от пос. Кусары, на краю поля, 14 VIII 1975, № 4201, Н. П.; 2) 20 км к Ю от г. Ленкорань, суходольный луг, 4 VI 1972, № 3705, Н. П.; Армянская ССР, Красносельский р-н, окр. сел. Семеновка, 2160 м над ур. м., обочина дороги, 27 VIII 1975, № 4202, Н. П.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

Psilurus incurvus (Gouan) Schinz et Thell. (*P. aristatus* (L.) Lange).

2n=28. Туркменская ССР, Кара-Калинский р-н, у сел. Дузлы-Депе, щебнистый склон на левобережье р. Сумбар, 18 V 1972, № 3527, Н. П.

(2n=28 — ХЧЦР, 1969; Kožuharov, Petrova, 1973).

Poa badensis Haenke

2n=14. Кавказ, Приэльбрусье, подъем на Старый Кругозор, около 3000 м над ур. м., по ручью, 15 VII 1938, № 70, А. С.;[3] там же, в р-не сел. Азау, горный склон, выс. 3000 м над ур. м., у скалы Старый Кругозор, 1 VIII 1975, № 4086, Н. П.; Дагестанская АССР, Гунибский р-н, окр. сел. Верхний Гуниб, каменистый склон, 17 VII 1975, № 4056, Н. П.

(2n=14, 28 — ХЧЦР, 1969; 2n=14 — A. Löve, D. Löve, 1974; A. Löve, 1977).

Poa alpina L. ssp. *alpina*

---

[2] Определения овсяниц из группы *F. valesiaca* s. l. любезно проверил Е. Б. Алексеев (МГУ).

[3] Этот образец был ошибочно отнесен к *P. alpina* (Соколовская и Стрелкова, 1948). Приведенное недавно для «*Poa alpina*» число хромосом 2n=14 (Харадзе и др., 1973), по-видимому, также относится к *P. badensis*.

2n=33—35. Кабардино-Балкарская АССР: 1) Баксанское ущелье, окр. сел. Тегенекли, галечник р. Баксан, 1 VIII 1975, № 4075, Н. П.; 2) дорога на ледник Терскол, по ручью в поясе альпийских лугов, 13 VII 1938, № 52, А. С.; 3) берег р. Терскол, 2600 м над ур. м., по ручью, 13 VII 1938, № 28, А. С.; Армянская ССР, окр. г. Кировакана, склон горы Маймех, 2800 м над ур. м., белоусник, 28 VIII 1975, № 4153, Н. П.

(2n=28, 32, 33, 35, 36, 42, 44, 45, 48, 56, 61, 74 — A. Löve, D. Löve, 1974).

**Poa bulbosa* ssp. *delicatula* (Tzvel.) Tzvel.

2n=14. Азербайджанская ССР, Шемахинский р-н, 10 км к С от сел. Хилмили, глинистый склон к р. Чикилчай, 18 VI 1977, № 4842, Е. Алексеев.

Poa bulbosa L. ssp. *bulbosa*

2n=42. Дагестанская АССР, окр. г. Дербента, отроги Джалганского хребта, ущелье у зап. стены крепости Нарын-Кала, полынный сбой, 14 VII 1975, № 4190, Н. П.

(*P. bulbosa* s. l.: 2n=28, 35, 36, 42, 50 — Mehra, Remanandan, 1973; A. Löve, 1977).

Poa bulbosa ssp. *vivipara* (Koel.) Arcang.

2n=28. Дагестанская АССР, окр. г. Дербента, отроги Джалганского хребта, склон ущелья у зап. стены крепости Нарын-Кала, полынный сбой, 14 VII 1975, № 4191, Н. П.

2n=42. Азербайджанская ССР, Нахичеванская АССР, Шахбузский р-н, 3 км от сел. Куку, горный склон, 1960 м над ур. м., среди кустарников, 23 VIII 1975, № 4193, Н. П.; Армянская ССР, Сисианский р-н, 6 км от сел. Ангехакот, горный склон, 2110 м над ур. м., 22 VIII 1975, № 4192, Н. П.

(2n=28, 42 — Петрова, 1968; 2n=56 — Чопанов, Юрцев, 1976).

**Poa densa* Troitzky

2n=14. Армянская ССР, окр. пос. Мартуни, горный склон, выс. 2200 м над ур. м., каменистая трагакантовая степь, 26 VIII 1975, № 4189, Н. П.

Poa iberica Fisch. et Mey.

2n=28. Северо-Осетинская АССР, Северо-Осетинский государственный заповедник, урочище Цей, поляна в сосновом лесу, 4 VIII 1975, № 4091, Н. П.; Чечено-Ингушская АССР, дорога на перевал Харами, 1550 м над ур. м., субальпийский луг, 7 VIII 1975, № 4108, Н. П.; Армянская ССР, окр. г. Кировакана, горный склон, 1800 м над ур. м., среди кустарников, 28.VIII.1975, № 4155, Н. П.; Кавказ, Юго-Осетия, субальпийский луг на склоне горы Шадефес, 2300 м над ур. м., 5 VIII 1938, № 264, А. С.

(2n=28 — Almgård, 1960).

**Poa primae* Tzvel.

2n=42. Сев. Кавказ, Чечня, верховья р. Шаро-Аргун, левый борт ущелья реки, 2500 м над ур. м., на зарастающих осыпях, 20 VIII 1972, № 4838, В. Прима.

Poa annua L.

2n=28. Армянская ССР, окр. г. Кировакана, горный склон, 2300 м над ур. м., у дороги, 28 VIII 1975, № 4194, Н. П.

(2n=14, 28 — ХЧЦР, 1969; 2n=28 — A. Löve, D. Löve, 1974; 2n=52 — Mehra, Remanandan, 1973)

Poa trivialis ssp. *sylvicola* (Guss.) Lindb. f. (*P. sylvicola* Guss.)

2n=14. Азербайджанская ССР, Ленкоранский р-н, Гирканский заповедник, долинный лес из *Parrotia persica*, на поляне, 3 VI 1972, № 3569, Н. П.

(2n=14 — Петрова, 1968; 2n=14+1B — A. Löve, 1977)

Poa nemoralis L. ssp. *nemoralis*

2n=42. Армянская ССР, Красносельский р-н, окр. сел. Семеновка, 2160 м над ур. м., горный склон, 27 VIII 1975, № 4188, Н. П.

(2n=28, 33, 35, 42, 56, ок. 70 — ХЧЦР, 1969; Mehra, Remanandan, 1973; A. Löve, 1977).

**Poa araratica* Trautv.[4]

2n=42. Азербайджанская ССР, Нахичеванская АССР, Шахбузский р-н, окр. сел. Биченах, 2160 м над ур. м., горный склон, 22 VIII 1975, № 4187, Н. П.

Poa glauca Vahl ssp. *glauca*

2n=42. Кабардино-Балкарская АССР, Баксанское ущелье, окр. сел. Азау, горный склон, 3000 м над ур. м., у скалы Старый Кругозор, 1 VIII 1975, № 4093, Н. П.

(2n=42, 49, 56, 62, 63, 65, 70, 70—72—ХЧЦР, 1969).

Poa compressa L.

2n=42. Азербайджанская ССР, Шемахинский р-н, окр. сел. Кировка, опушка леса, 19 VIII 1975, № 4195, Н. П.

(2n=14, 35, 39, 42, 45, 49, 50, 56 — ХЧЦР, 1969; 2n=42 — Соколовская, Пробатова, 1977б; Frey et al., 1977; 2n=14, 35, 42 — A. Löve, 1977).

Eremopoa altaica ssp. *songarica* (Schrenk) Tzvel.

2n=28. Азербайджанская ССР, Нахичеванская АССР, Шахбузский р-н, окр. сел. Ремешин, горный склон, 2170 м над ур. м., глинистые участки у дороги, 23 VIII 1975, № 4212, Н. П.; Армянская ССР: 1) Сисианский р-н, окраина сел. Ангехакот, 1760 м над ур. м., берег р. Воротан, сухой галечник, 22 VIII 1975, № 4209, Н. П.; 2) 6 км от сел. Ангехакот, горный склон, 2110 м над ур. м., по днищу эрозионной промоины 22 VIII 1975, № 4210, Н. П.; 3) Красносельский р-н, близ сел. Семеновка, 2160 м над ур. м., обочина дороги, 27 VIII 1975, № 4211, Н. П.; Казахская ССР, окр. г. Алма-Ата, Мало-Алмаатинское ущелье, щебнистые участки у дороги, 21 VII 1978, № 5283, Н. П.; Таджикская ССР: 1) 50 км к С от г. Душанбе, хр. Ходжа-Оби-Гарм, 2000 м над ур. м., у ручья в среднегорном поясе, 18 VI 1973, № 3730, Н. П.; 2) басс. р. Варзоб, берег р. Майхуры близ впадения ее в р. Варзоб, 1 VII 1973, № 3736, Н. П.

(2n=28 — Цвелев, Гриф, 1965).

Eremopoa altaica (Trin.) Roshev. ssp. *altaica*

2n=42. Зап. Памир, ущелье по дороге от стационара Джаушангоз на Джиланды, 17 VIII 1936, № 129, А. С.[5]

Catabrosella humilis ssp. *calvertii* (Boiss.) Tzvel.

2n=10+1B. Армянская ССР, Ехегнадзорский р-н, Селимский перевал, близ Каравансарая, горный луг, 11 VII 1977. № 4839, Е. Алексеев.[6]

(2n=10, 10+2—3B — Соколовская, Пробатова, 1977а).

Dactylis glomerata ssp. *woronowii* (Ovcz.) Stebb. et Zohary (*D. woronowii* Ovcz.)

2n=14. Туркменская ССР, 15 км к З от г. Кара-Кала, влажный луг, 20 V 1972, № 3541, Н. П.

2n=28. Дагестанская АССР, Гунибский р-н, окр. сел. Верхний Гуниб, опушка горного леса, 17 VII 1975, № 4057, Н. П.; Казахская ССР, Чимкентская обл., окр. сел. Ново-Николаевка, заповедник Аксу-Джабаглы, на берегу ручья, 10 VII 1974, № 3985, В. Федяева.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

**Dactylis glomerata* ssp. *hyrcana* Tzvel.

2n=14. Азербайджанская ССР, Ленкоранский р-н, Гирканский заповедник, горный лес из *Parrotia persica*, 4 VI 1972, № 3564, Н. П.

Dactylis glomerata L. ssp. *glomerata*

2n=28. Ленинградская обл.: 1) Гатчинский р-н, между ж.-д. станциями Гатчина и Волосово, суходольный луг, 6 VI 1976, № 4340, Н. П.; 2) пос. Выра, берег р. Оредеж, луг, 29 VI 1974, № 10, А. С.; Новосибир-

---

[4] Указание n=7 для *Poa araratica* (Mehra, Sharma, 1977б) относится к другому виду, так как это растение в Гималаях не встречается (Цвелев, 1976), а диплоидное число хромосом не свойственно видам секции *Stenopoa*.

[5] Этот образец ранее был ошибочно определен как *E. oxyglumis* Roshev. (Соколовская, Стрелкова, 1939). Вероятно, к этому подвиду относится и растение с 2n=42, приведенное как «*E. oxyglumis*» у П. Чопанова и В. Н. Юрцева (1973).

[6] По довольно обильному опушению нижних цветковых чешуй в том числе и вдоль промежуточных жилок, уклоняется к ssp. *humilis*.

ская обл., Тогучинский р-н, окр. сел. Котрово, Салаирский кряж, черневая тайга, 29 IX 1977, № 4835, В. Селедец.

(*D. glomerata*: 2n=14, 14+1—4B, 28, 31, 42 — ХЧЦР, 1969; 2n=28 — Соколовская, Пробатова, 1976).

Cynosurus cristatus L.

2n=14. Ленинградская обл., Гатчинский р-н, пос. Выра, берег р. Оредеж, луг, 29 VI 1974, № 1, А. С.; Северо-Осетинская АССР, окр. сел. Верхний Сабан, на выгоне, 4 VIII 1975, № 4199, Н. П. (2n=14—ХЧЦР, 1969).

Briza elatior Sibth. et Smith

2n=14. Северо-Осетинская АССР, окр. сел. Унал, В склон, 1400 м над ур. м., 7 VII 1976, № 5282, Н. Поливцев.

(2n=14+1—3B — Авдулов, 1928; 2n=14 — Пробатова, Соколовская, 1978).

Briza minor L.

2n=10. Азербайджанская ССР, 20 км к Ю от г. Ленкорань, суходольный луг в окрестности Гирканского заповедника, 4 VI 1972, № 3701, Н. П.

(2n=10, 14 — ХЧЦР, 1969; 2n=10 — Fernandes, Queirós, 1969).

**Parapholis incurva* ssp. *longiflora* (Grossh.) Tzvel.

2n=36. Азербайджанская ССР, ЮЗ окраина г. Баку, в районе пос. Патамдарт, влажный луг, 1 VI 1972, № 3554, Н. П.; Туркменская ССР, 6 км к З от г. Кара-Кала, берег соленого озера, 20 V 1972, № 3540, Н. П.

(*P. incurva*: 2n=36, 38, 42 — ХЧЦР, 1969; 2n=36 — A. Löve, 1970; 2n=38 — Queirós, 1973).

Sieglingia decumbens (L.) Bernh. ssp. *decumbens*

2n=36. Украинская ССР, окр. г. Киева, поляна в лесу Пуща-Водица, 10 VIII 1978, № 5178, Н. П.; Краснодарский край, г. Сочи, сорное на территории дендрария, 9 VII 1976, № 4561 (251), Н. Цвелев.

(*S. decumbens*: 2n=18, 28, 36, 124 — ХЧЦР, 1969; 2n=36 — A. Löve, D. Löve, 1974; Frey et al., 1977).

Eriochloa villosa (Thunb.) Kunth

2n=54. Кабардино-Балкарская ССР, окр. г. Нальчика, по краю кукурузного поля, 30 VII 1975, № 4231, Н. П.

(2n=54 — Авдулов, 1928; Соколовская, Пробатова, 1977б).

Paspalum dilatatum Poir.

2n=40. Азербайджанская ССР, Ленкоранский р-н, 3 км к Ю от базы Гирканского заповедника, суходольный луг, 4 VI 1972, № 3570, Н. П.

(2n=40, 50, 63 — ХЧЦР, 1969).

Paspalum thunbergii Kunth ex Steud.

2n=40. Северо-Осетинская АССР, окр. сел. Верхний Сабан, выгон 6 VIII 1975, № 4101, Н. П.

(2n=20, 40 — ХЧЦР, 1969).

Paspalum paspaloides (Michx.) Scribn. (*P. digitaria* Poir.)

2n=40. Азербайджанская ССР, Ленкоранский р-н, на вырубке близ Гирканского заповедника, 4 VI 1972, № 3563, Н. П.

(n=30 — A. Löve, 1970).

К упомянутым выше 12 видам и подвидам, хромосомные числа которых определены нами впервые, по-видимому, следует добавить *Bromus pseudodanthoniae*, имеющий, по нашим данным, 2n=28. В справочнике (ХЧЦР, 1969) для этого вида приведено число 2n=14. Диплоидный образец скорее всего относится к более широко распространенному виду *B. danthoniae* Trin., для которого неоднократно было установлено число 2n=14. Предполагается, что *B. pseudodanthoniae* имеет гибридное происхождение от диплоидных видов *B. danthoniae* и *B. scoparius* (Цвелев, 1976). Нами *B. pseudodanthoniae* впервые указывается для Кавказа, где были собраны и изучены обе его разновидности: var. *pseudodanthoniae*, с голыми колосками (№№ 4294, 4533) и var. *pubiglumis* Tzvel., с волосистыми колосками (№№ 4534 и 4619).

Нами впервые исследован обитающий на Кавказе *Bromopsis variegata* s. l. с двумя подвидами: установлено, что оба подвида — диплоиды (2n=14).

Некоторые изученные образцы ssp. *variegata* обнаруживают переходы к ssp. *villosula*. Так, у образца ssp. *vraiegata* № 4074 из Приэльбрусья влагалища и пластинки листьев снизу длинноволосистые, у образца № 4076 лишь часть листовых влагалищ и пластинок более или менее волосистые, у № 4088 — рассеянно-волосистые только влагалища листьев вегетативных побегов. Однако ssp. *villosula* приурочен, по Н. Н. Цвелеву (1976), преимущественно к Малому Кавказу. Диплоидные виды редки в роде *Bromopsis*, хотя многие представители рода в СССР все еще не изучены в кариологическом отношении. Нахождение диплоидного вида из рода *Bromopsis* — *B. variegata* s. l. — в среднем и верхнем горных поясах Кавказа представляет большой интерес. Имеются и другие примеры злаков — первичных диплоидов, обитающих в высокогорьях Кавказа, например в родах *Alopecurus* и *Helictotrichon* (Пробатова, Соколовская, 1978).

Число хромосом определено впервые у *Agropyron tanaiticum*. Этот вид, известный до сих пор только с приречных песков в низовьях Дона (Цвелев, 1976), был собран в 1975 г. Н. С. Пробатовой на песках уникального бархана Сары-Кум в Дагестане, близ ст. Кумтор-Кала. Установленное у *A. tanaiticum* тетраплоидное число хромосом 2n=28 свойственно многим видам *Agropyron*, хотя довольно многочисленные его представители во флоре СССР также еще очень слабо изучены кариологически. Наш образец относится к голочешуйной разновидности var. *glabriusculum* (Pidopl.) Tzvel. Предполагается гибридное происхождение *A. tanaiticum* с участием тетраплоидных видов *A. dasyanthum* Ledeb. и *A. fragile* (Roth) Candargy (Цвелев, 1976).

Мало изучен также небольшой древнесредиземноморский род *Trisetaria*, представители которого — эфемеры —встречаются в СССР в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии. Этот род интересен тем, что в пределах его наблюдаются, как и у близкого рода *Trisetum*, два основных числа хромосом x=6 и 7. Для *T. cavanillesii* s. str. П. Чопанов и В. Н. Юрцев (1973) указывают диплоидное число хромосом 2n=14. Нами был впервые исследован другой подвид этого вида, эндемичный злак пустынь Средней Азии *T. cavanillesii* ssp. *sabulosa*, у него было также выявлено число 2n=14. На приморских песках Восточного Закавказья обитает еще более редкий вид — *T. linearis* Forsk., для которого было указано на материале из Израиля число хромосом 2n=12 (A. Löve, 1968). Весьма желательны новые подтверждения необычного для злаков числа хромосом у *T. linearis*. Для близкого рода *Trisetum* существование 2n=12 наряду с 2n=14 можно считать доказанным (Пробатова, Соколовская, 1978). Такое своеобразное число хромосом, очевидно, является следствием редукции одной пары хромосом первичного для злаков 14-хромосомного набора.

Особый интерес продолжает вызывать небольшой род *Rostraria* Trin. (*Lophochloa* Reichb.), распространенный в странах Древнего Средиземья. В этом роде наблюдается производное основное число хромосом x=13. Для всех изученных подвидов единственного представителя этого рода в СССР — *R. cristata* s. l. (*Lophochloa phleoides*, *Koeleria phleoides*) — нами (Соколовская, Пробатова, 1975) было получено число 2n=26, оно же приводится у ряда авторов (A. Löve, D. Löve, 1974), начиная с Н. П. Авдулова (1928). Одновременно в литературе указываются для этого вида числа 2n=14 (например, Loon, 1974 — на материале с Канарских островов), а также 2n=28 (ХЧЦР, 1969). Заслуживает внимания сообщение Мехра с соавторами (Mehra et al., 1968), которые обнаружили n=6, 7 и 13 у *Lophochloa phleoides* из северной части Индии. По Мехра, растения с n=6 были очень мелкими во всех своих частях, в том числе и по размерам пыльцевых зерен; однако фертильность пыльцы у всех трех рас составляла 100%. Расу с n=13 авторы считают гибридной.

Основное число хромосом x у растений, как известно, считается необычайно устойчивым (Навашин, Чуксанова, 1970). Это подтверждается у злаков многочисленными примерами. Однако в последнее время все чаще выявляются в семействе злаков случаи различных основных чисел хромосом у видов одного рода (x=5, 6, 7 и 9 — у *Catabrosella*, 4 и 7 — у *Hol-*

cus, 6 и 7 — у *Trisetum*, *Trisetaria*, *Phalaris*, 5 и 7 — у *Briza*), а также — внутри одного и того же вида: *Milium vernale* (x=4, 5, 7 и 9), *Trachynia distachya* (x=5 и 7) и у некоторых видов рода *Brachypodium* (Соколовская, Пробатова, 1978). У *M. vernale* s. l. различные основные числа хромосом характеризуют внутривидовые таксоны — подвиды (Пробатова, 1977). Исходя из этого, мы допускаем, что в роде *Rostraria* (и у *R. cristata* s. l.) существуют различные основные числа хромосом — x=6, 7 и 13, а следовательно, могут быть достоверными все указывавшиеся для этого вида соматические числа хромосом: 2n=12, 14, 26 и 28. Возможно, что в этом роде будет обнаружено также число хромосом 2n=24, которое известно у *Trisetum*. Раса с 2n=26, по-видимому, является наиболее широко распространенной в настоящее время. Все эти данные свидетельствуют о необходимости дальнейшего кариотаксономического изучения *R. cristata* s. l., на всем протяжении ареала вида. На территории СССР до сих пор известна только 26-хромосомная раса *R. cristata* s. l. Цитотип с n=13 в подобных случаях рассматривается как производный от x=7 вследствие утери одной пары хромосом тетраплоидной формой 7-кратного ряда (Авдулов, 1931).

Небольшой род *Zingeria* стал объектом всестороннего изучения, с тех пор как у одного из трех его видов, распространенных в СССР — *Z. biebersteiniana* (Claus) P. Smirn. с Нижней Волги, было обнаружено наименьшее число хромосом 2n=4 (Цвелев, Жукова, 1974). В результате кариосистематического изучения было показано, что все три вида этого рода различаются по числу хромосом: 2n=4 у *Z. biebersteiniana*, 2n=8 — у *Z. trichopoda* и 2n=12 — у *Z. kochii* (Mez) Tzvel. (Цвелев, Болховских, 1965; Цвелев, Жукова, 1974). Из трех видов наиболее широко распространен *Z. trichopoda*, который в СССР встречается в Закавказье. В 1975 г. Н. С. Пробатова собрала три образца *Z. trichopoda* со зрелыми зерновками; семена двух из них (№№ 4171 и 4173, оба из Армении) при посеве быстро проросли в чашках Петри; у них было установлено число хромосом 2n=8, подтверждавшее прежние данные. Позднее нам удалось также прорастить и семена третьего образца (№ 4172, из Азербайджана), у которого было обнаружено число хромосом 2n=4. Повторное проращивание и изучение двух предыдущих образцов выявило у одного из них (№ 4171) два числа хромосом: 2n=4 и 8. Тщательное изучение всех наших образцов показало, что по размерам колосков (1.6—2 (2.3) мм дл.) все они относятся к *Z. trichopoda* (в то время как у *Z. biebersteiniana* колоски очень мелкие, 1.2—1.6 мм дл.), но разделить по внешним признакам две хромосомные расы пока не удалось. Очевидно, в пределах *Z. trichopoda* существуют две кариологические расы, которые иногда сообитают. Отметим, что семена 4-хромосомной расы прорастали гораздо труднее (хотя имели также очень высокую всхожесть), период покоя у них, очевидно, более продолжительный, что объясняет также то обстоятельство, что вначале у образца № 4171 нами было выявлено только число 2n=8, вошедшее в более раннюю нашу работу (Соколовская, Пробатова, 1977а). Необходимо дальнейшее изучение чисел хромосом в ареале *Z. trichopoda*. Таким образом, выявлен еще один представитель рода *Zingeria* с наименьшим числом хромосом 2n=4 — *Z. trichopoda*, причем впервые для рода устанавливается внутривидовые хромосомные расы. *Z. trichopoda* является третьим случаем наименьшего числа хромосом у злаков после *Z. biebersteiniana* и *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh. (Соколовская, Пробатова, 1977а), пятый — среди покрытосемянных растений, где 2n=4 известно еще в родах *Brachycome* и *Haplopappus* (*Asteraceae*).

Два рода трибы *Phalarideae* представляют самостоятельные направления эволюции. Если у многолетнего рода *Phalaroides* эволюция проходила по пути полиплоидизации на основе x=7, то в роде *Phalaris* много видов-однолетников, большинство из которых — диплоиды, однако лишь часть из них — первичные диплоиды (2n=14); у другой же части видов *Phalaris* наблюдается редукция первичного основного числа хромосом 7: 2n=12 (x=6). Род *Phalaroides* (с x=7) является, по Н. Н. Цвелеву (1976), более примитивным по сравнению с очень близким родом *Phalaris*, где у многих

однолетних видов (*P. canariensis* L., *P. brachystachys* Link и др.) х=6. У последних отмечается повышенное содержание ДНК (Kadir, 1974), и они считаются более продвинутыми в эволюционном отношении. Подвиды *Phalaroides arundinacea* s. l. различаются по числу хромосом, которое может быть ди-, тетра- и гексаплоидным (Kerguélen, 1976). В СССР распространен почти исключительно типовой подвид *arundinacea*, для которого наиболее характерным является тетраплоидное число 2n=28 (хотя иногда приводятся также анеуплоидные числа 2n=29, 30, 35 и др.). Тетраплоидные таксоны в родах *Phalaris* и *Phalaroides* считаются аллополиплоидами (Hanson, Hill, 1953).

Среди исследованных нами представителей *Poa* наибольший интерес представляют впервые изученные в кариологическом отношении таксоны: *P. bulbosa* ssp. *delicatula*, *P. densa*, *P. primae*. Первые два таксона оказались диплоидами с 2n=14. По поводу *P. bulbosa* ssp. *delicatula* предполагалось (Цвелев, 1973, 1976), что это растение имеет диплоидное число хромосом. Это предположение подтвердилось, *P. bulbosa* ssp. *delicatula* — первый достоверно известный с территории СССР диплоидный таксон в комплексе *P. bulbosa* s. l. (диплоидное число хромосом приводится также для *P. timoleontis* Heldr. ex Boiss. в ХЧЦР, 1969). Н. Н. Цвелев (1973) рассматривает *P. bulbosa* ssp. *delicatula* одним из вероятных предков для широко распространенных гибридогенных подвидов — ssp. *bulbosa* и ssp. *vivipara*, в пределах которых известно несколько полиплоидных рас, из них наиболее распространена гексаплоидная раса с 2n=42. В СССР ssp. *delicatula* встречается в районах Кавказа, преимущественно в Восточном Закавказье, откуда он и был описан. У близкого к *P. bulbosa* s. l. комплекса P. bactriana Roshev. s. l. из Средней Азии числа хромосом еще не изучены. Что касается *P. densa*, то мы считаем более правильным относить этот вид не к секции *Bolbophorum* (Aschers. et Graebn.) Jirás., а к секции *Macropoa* F. Hermann ex Tzvel., по следующим признакам. При изучении типовых образцов *P. densa* Troitzky в Гербарии Ботанического института им. Комарова АН СССР (БИН) в связи с уточнением видовой принадлежности исследованного в кариологическом отношении материала мы заметили целый ряд признаков, по которым этот вид должен относиться к секции *Macropoa*. Это — полное отсутствие опушения нижних цветковых чешуй (в том числе, голый каллус), тонкие «игольчатые» рассеянные трихомы между килями верхних цветковых чешуй; членики оси колоска шиповатые или бугорчатые; у основания плотных дерновин имеются светлые влагалища отмерших листьев; стебли под соцветием слабо шероховатые; метелки густые, их веточки шероховатые от густо расположенных шипиков; влагалища верхних листьев на $^1/_3$ ($^1/_2$) своей длины замкнутые, и т. п. Перечисленные признаки характерны для видов секции *Macropoa*. Луковицеобразные утолщения у основания побегов, по которым *P. densa* причислялся к секции *Bolbophorum*, у этого вида не всегда выражены. Близость *P. densa* к видам секции *Macropoa*, в частности к *P. longifolia* Trin., ранее отмечал и Н. Н. Цвелев (1973). *P. densa* выступает, таким образом, как древний и высокоспециализированный диплоидный член секции *Macropoa*, сформировавшийся в условиях аридизации климата (отсюда крайняя редукция листовой поверхности и способность к луковицеобразному утолщению оснований побегов). В секции *Macropoa* известно несколько видов — первичных диплоидов. Большинство видов секции — мезофиты (диплоиды *P. sibirica* Roshev., *P. bucharica* Roshev., полиплоиды *P. iberica*, *P. insignis* Litv. ex Roshev., и др.). В Гербарии БИН имеются экземпляры *P. densa*, внешне напоминающие относительно ксерофилизованный *P. longifolia*, что, возможно, объясняется участием предковой формы *P. densa* в становлении гибридным путем кавказското вида *P. longifolia* (с 2n=42, по Almgard, 1960).

Мы относим к секции *Macropoa* также и *P. primae* — недавно описанный эндемичный вид высокогорий Большого Кавказа — на основании полного отсутствия опушения нижних цветковых чешуй (и каллуса), наличия «игольчатых» трихом между килями верхних цветковых чешуй, а также

других признаков, указанных Н. Н. Цвелевым (1974). Не исключено, что гексаплоид *P. primae* (2n=42) является древним межсекционным гибридом видов из секций *Macropoa* и *Abbreviatae*. Значительное сходство *P. primae* с мятликами секции *Abbreviatae* (например, с диплоидом *P. kolymensis* Tzvel.) вряд ли является только конвергентным, хотя в настоящее время секция *Abbreviatae* на Кавказе не представлена. Несмотря на сходство *P. primae* с некоторыми разновидностями очень полиморфного *P. longifolia* s. l., мы считаем (учитывая данные по числам хромосом), что в происхождении *P. longifolia* s. l. скорее участвовали не гексаплоид *P. primae* (Цвелев, 1974), а диплоидные формы, близкие к *P. densa*.

В роде *Dactylis* нами исследованы три подвида, причем для одного из них — ssp. *hyrcana*, недавно описанного Н. Н. Цвелевым (1976) из Талыша, число хромосом приводится впервые: 2n=14. Обращает на себя внимание наличие двух рас у ssp. *woronowii*. Этот подвид был описан из Туркмении, где нами выявлена диплоидная (2n=14) раса. Однако тетраплоидная (28-хромосомная) раса ранее не была известна у ssp. *woronowii*; возможно, что она заслуживает выделения в качестве особого подвида. В пределах очень полиморфного типового подвида ssp. *glomerata* нами исследованы две разновидности: var. *glomerata* (№№ 10 и 4340, из Ленинградской обл.), с реснитчатыми чешуями и волосистыми веточками метелок, более обычная, по Н. Н. Цвелеву (1976), в западной части ареала подвида, и var. *leiostachys* Domin (№ 4835, Салаирский кряж) с голыми колосками и шероховатыми веточками метелок.

Впервые исследован в кариологическом отношении *Parapholis incurva* ssp. *longiflora* — довольно редкое растение флоры СССР. Для него получено число 2n=36, которое отмечалось ранее и у типового подвида. Представители трех родов небольшой древнесредиземноморской трибы *Monermeae* резко различаются по основным числам хромосом (x), которые иногда не стабильны внутри видов. В этом отношении триба *Monermeae* напоминает небольшую и очень древнюю группу злаков — трибу *Brachypodieae* (Соколовская, Пробатова, 1978). Так, для *Monerma cylindrica* (Willd.) Coss. et Dur. известно x=13 (2n=26 и 52), у *Pholiurus pannonicus* (Host.) Trin. x=7 (2n=14); в пределах рода *Parapholis*, по-видимому, достоверны по меньшей мере два основных числа хромосом: 6 и 7 (2n=28, 36, 42), а, кроме того, указываются числа хромосом, которые заставляют предполагать у *P. incurva* s. l. также x=8, 9 и 19 (2n=32 и 38, по ХЧЦР, 1969; Queirós, 1973). По мнению Татеоки (Tateoka, 1958), исходным для всей трибы является x=7, а все остальные числа — производны от него; x=13 надо считать результатом редукции одной пары хромосом тетраплоидного набора 2n=28. Основное число 13 имеется, как известно, в родах *Rostraria*, *Deschampsia*, *Nardus* и некоторых других. Также не исключается, что в трибе *Monermeae* основное число 13 является амфиплоидным.

Один из двух изученных нами образцов *Sieglingia decumbens* ssp. *decumbens* был собран Н. Н. Цвелевым на Черноморском побережье Кавказа (близ г. Сочи), где это растение, очевидно, появилось как заносное. Для этого образца было установлено число 2n=36, характерное для типового подвида. У растений на верхней эпидерме листовых пластинок имеются крупные моторные клетки по 5—7 в группах, так что и в этом отношении растения должны быть отнесены к ssp. *decumbens*. В монографии «Злаки СССР» Н. Н. Цвелев (1976) для Кавказа указывает только ssp. *decipiens* (O. Schwarz et Bässl.) Tzvel., с мелкими моторными клетками по 7—9 в группах и числом хромосом 2n=24. Н. Н. Цвелев отмечает, что выделение в пределах *S. decumbens* s. l. двух подвидов с разными хромосомными числами и различной экологией нуждается в дополнительной проверке. Основное число хромосом в роде *Sieglingia*, как и в роде *Asthenatherum* из той же трибы *Danthonieae*, по-видимому, равно 6, что отличает *Sieglingia* от близкого рода *Danthonia*, где x=9.

Продолжающееся интенсивное накопление новых данных о хромосомных числах может явиться основой для пересмотра филогенетических отношений во многих родах и трибах семейства злаков.

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов Н. П. 1928. Систематическая кариология семейства *Gramineae*. Дневник Всесоюзн. съезда ботаников, 1. — 1931. Кариосистематическое исследование семейства злаков. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Прилож. 44.

Алексеев Е. Б. 1974. Хромосомные числа некоторых овсяниц. Вестн. МГУ, биол., почвовед., 4.

Магулаев А. Ю. 1976. Хромосомные числа цветковых растений Северного Кавказа. (Сообщ. II). В кн.: Флора Северного Кавказа. Ставрополь.

Москова Р., Н. Първанова. 1975. Хромосомни числа на български цветни растения. Фитология (НРБ), 2.

Навашин М. С., Н. А. Чуксанова. 1970. Число хромосом и эволюция. Генетика, 6, 4.

Петрова О. А. 1968. Хромосомное число видов в связи с условиями произростания (на материале некоторых злаков флоры УССР). Автореф. канд. дис. Киев.

Пробатова Н. С. 1977. К систематике рода *Milium* L. (*Poaceae*). Нов. сист. высш. раст., 14.

Пробатова Н. С., А. П. Соколовская. 1978. Хромосомные числа и таксономия некоторых злаков Кавказа. Бот. ж., 63, 8.

Роос А. В. 1975. Хромосомные числа некоторых видов злаков. Бот. ж., 60, 6.

Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. 1975. Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. I. Бот. ж., 60, 5. — 1976. Хромосомные числа злаков Сахалина и Курильских островов. Бот. ж., 61, 3. — 1977а. О наименьшем числе хромосом (2n=4) у *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronow (*Poaceae*). Бот. ж., 62, 2. — 1977б. Кариологическое исследование злаков (*Poaceae*) южной части советского Дальнего Востока. Бот. ж., 62, 8. — 1978. Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР, II. Бот. ж., 63, 9.

Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. 1939. Географическое распространение полиплоидов. I. Исследование растительности Памира. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 9, 35. — 1948. Географическое распространение полиплоидов. III. Исследование флоры альпийской области Центрального Кавказского хребта. Уч. зап. Ленингр. пед. инст. им. Герцена, 66.

Харадзе А. Л., З. И. Гвинианидзе, М. Т. Давлианидзе. 1973. К кариологическому изучению субнивального флористического комплекса. I. Заметки по системат. и геогр. раст. АН Груз. ССР, 30.

Хромосомные числа цветковых растений. 1969. Под ред. Ан. А. Федорова.

Цвелев Н. Н. 1973. Заметки о злаках флоры СССР, 7. Нов. сист. высш. раст., 10. — 1974. О роде мятлик (*Poa* L.) в СССР. Нов. сист. высш. раст., 11. — 1976. Злаки СССР.

Цвелев Н. Н., З. В. Болховских. 1965. О роде цингерия (*Zingeria* P. Smirn.) и близких к нему родах семейства злаков (*Poaceae*). Карио-систематическое исследование. Бот. ж., 50, 9.

Цвелев Н. Н., В. Г. Гриф. 1965. Кариосистематическое исследование рода *Eremopoa* Roshev. (*Gramineae*). Бот. ж., 50, 10.

Цвелев Н. Н., П. Г. Жукова. 1974. О наименьшем основном числе хромосом в семействе злаков (*Poaceae*). Бот. ж., 59, 2.

Чопанов П., В. Н. Юрцев. 1973. Хромосомные числа некоторых злаков Туркмении. Бот. ж., 58, 2. — 1976. Хромосомные числа некоторых злаков Туркмении. II. Бот. ж., 61, 9.

Almgård G. 1960. Experiments with *Poa*. 1. Studies of *Poa longifolia* Trin. as a fodder grass and as a component in interspecific hybrids. Kungl. Lantbrukshogskolans Annaler, 26.

Fernandes A., M. Queirós. 1969. Contribution à la connaissance cytotaxonomique des *Spermatophyta* du Portugal. 1. *Gramineae*. Bol. Soc. Broteriana, 43, ser. 2A.

Frey L., Z. Mirek, M. Mizianty. 1977. Contribution to the chromosome numbers of Polish vascular plants. Fragmenta Floristica et Geobotanica, 23, 3—4.

Hanson A. A., H. D. Hill. 1953. The occurrence of aneuploidy in *Phalaris* ssp. Bull. Torrey Bot. Club, 80, 1.

Holub J., J. Měsiček, V. Javurková. 1972. Annotated chromosome counts of Czechoslovak plants (31—60). Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 7.

Kadir Z. B. A. 1974. DNA values in the genus *Phalaris* (*Gramineae*). Chromosoma (Berl.), 45, 4.

Kerguélen M. 1976. Notes agrostologiques. Bull. Soc. Bot. France, 123, 5—6.

Kožuharov S. I., A. V. Petrova. 1973. Cytotaxonomic study of five rare Bulgarian grasses. Compt. rend. Acad. Sci. Bulgarie, 26,6.

Loon J. Chr. van. 1974. A cytological investigation of flowering plants from the Canary Islands. Acta bot. Neerl., 23, 2.

Löve A. 1968. IOPB chromosome number reports. XIX. Taxon, 17, 5. — 1970a. IOPB chromosome number reports. XXV. Taxon, 19, 1. — 1970б. IOPB chromosome number reports. XXVII. Taxon, 19, 3. — 1972. IOPB chromosome number reports. XXXVIII. Taxon, 21, 5—6. — 1977. IOPB chromosome number reports. LVIII. Taxon, 26, 5—6.

Löve A., D. Löve. 1974. Cytotaxonomical atlas of the Slovenian flora.

Mehra P. L., P. K. Khosla, B. L. Kohli, J. S. Koonar. 1968. Cytological studies in the North Indian grasses. (Part 1). Res. Bull. Panjab Univ., 19 (1—2).

Mehra P. N., P. Remanandan. 1973. Cytological investigations on West Himalayan *Pooideae*. Cytologia, 38, 2.

Mehra P. N., M. L. Sharma. 1975. Cytological studies in some Central and Eastern Himalayan grasses. III. The *Agrostideae*, *Aveneae*, *Brachypodieae*, *Bromeae*, *Festuceae*, *Phalarideae*, and *Triticeae*. Cytologia, 40, 2. — 1977a. Futher studies on the cytology of Central and East Himalayan grasses. Cytologia, 42. — 1977б. Cytological studies on some grasses of Kashmir. Cytologia, 42.

Queirós M. 1973. Contribuicao para o conhecimento citotaxonómico das *Spermatophyta* de Portugal. I. *Gramineae*, supl. 1. Bol. Soc. Broteriana, 47.

Tateoka T. 1958. Notes on some grasses. VII. Cytological evidence for the phylogenetic difference between *Lepturus* and *Monerma*. Cytologia, 23, 4.

Ленинградский государственный университет,
Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 1 II 1979.

SUMMARY

The chromosome numbers (2n) of 73 species of grasses collected in different regions of the U. S. S. R. (mostly in the Caucasus) and pertaining to 30 genera of the tribes *Oryzeae*, *Triticeae*, *Bromeae*, *Aveneae*, *Phalarideae*, *Phleeae*, *Poeae*, *Monermeae*, *Danthonieae*, *Paniceae* were determined. Among them 12 taxa have been investigated for the first time. The significance of chromosome numbers in determining relationships within different genera, the taxonomic position, origin and directions of evolution of some taxa are discussed.

УДК 561.394.75

П. И. Дорофеев

К СИСТЕМАТИКЕ ТРЕТИЧНЫХ *AZOLLA* LAM. ИЗ СЕКЦИИ *AZOLLA* LAM.

P. I. DOROFEEV. ON THE TAXONOMY OF TERTIARY *AZOLLA* LAM. E SECT. *AZQLLA* LAM.

Исследованы мегаспоры *Azolla* секции *Azolla* из олигоцена и миоцена СССР. Для этого времени приводятся 10 видов и одна разновидность. Рассмотрены особенности ископаемых мегаспор, прослежены морфологические изменения за время от конца олигоцена до конца миоцена и на этом основании воспроизводится краткая история секции на территории СССР.

Сем. *Azollaceae* в современной флоре содержит один род *Azolla*. Это небольшие, плавающие на поверхности воды разноспоровые папоротники с тонкими, разветвленными и горизонтально распростертыми стеблями, одиночными или пучковидными корнями, очередными, двурядными, тесно расположенными двойными (погруженными и плавающими) листьями и простой, но не очень ясной проводящей системой (трахеиды, лубовидные клетки). Побеги ломкие, части их легко приживаются, благодаря чему это растение быстро покрывает поверхность воды, образуя заросли вроде ряски. Спороношение своеобразное. Сорусы однополые. Микросорусы большие, со многими микроспорангиями на ножках, микроспоры простые, шаровидные, с трехлучевым рубцом, не свободные, а включенные в особые вместилища — массулы. У части видов массулы с длинными, лентовидными выростами, увенчанными якоревидными крючками — глохидиями, у других видов только с одной стороны массул отходят короткие выросты без глохидий. Мегасорусы мелкие, яйцевидные, сидячие, с одним мегаспорангием, в котором первично закладывается много мегаспор, но развивается лишь одна. Если массулы с микроспорами называют агрегатом спор (Козо-Полянский, 1965), то еще более сложно устроена мегаспора с плавательным аппаратом. Морфология этого сооружения, происхождение отдельных его частей и истинное их назначение еще неясны, поэтому называются они и трактуются по-разному. Некоторым итогом долгих дискуссий может служить работа Кемпфа, исследовавшего современные и ископаемые мегаспоры электронным микроскопом (Kempf, 1969).

В современной флоре — 6—8 видов, распространенных в тропиках, субтропиках и теплоумеренных областях Северной и Южной Америки, Африки, Австралии и Юго-Восточной Азии. Род делится на две секции, иногда называемые подродами: секция *Azolla* Lam. (плавательный аппарат из трех плавников, массулы с глохидиями, мегаспоры с пояском), секция *Rhizosperma* Meyen (плавательный аппарат из 9 поплавков, массулы без глохидий, мегаспоры без пояска). Завезенные из Северной Америки для разведения в аквариумах два вида *Azoola* попали в водоемы Европы и кое-где прижились: *A. caroliniana* Willd. — в Рейне (Wetter, 1950), *A. filiculoides* Lam. — в Майне (Schloemer, 1953). Интересно наблюдение Веттера. Он пишет, что на пересыхающих берегах Рейна *A. caroliniana* не погибает, а развивается особенно пышно. Очевидно, и в прошлом какие-то

представители этого рода не были вполне гидрофитами. К сожалению, об экологии и биологии этих растений мы еще мало знаем.

Настоящие *Azolla*, т. е. вполне отвечающие признакам современного рода, известны с эоцена (секция *Rhizosperma*) и с олигоцена (секция *Azolla*). Представители секции *Rhizosperma* дожили в Европе и Сибири до конца плиоцена и позже вымерли. Большая часть видов секции *Azolla* вымерла к концу миоцена, только *A. interglacialica* Nikit., появившаяся где-то в конце миоцена в Сибири, прошла через плиоцен, еще широко была распространена в раннем плейстоцене (именно из раннечетвертичных отложений Западной Сибири был описан тип этого вида), но в рисс-вюрме даже в Европе она уже не встречается. Группы видов, объединяемые названными секциями, морфологически резко обособлены, в течение длительного времени развивались независимо и скорее всего являются особыми родами. Мегаспоры из более древних отложений — меловых, палеоценовых, эоценовых, и частично олигоценовых — резко отличаются от современных и ископаемых представителей секций *Azolla* и *Rhizosperma* и относятся к вымершим родам.

В предлагаемой работе рассматриваются третичные виды секции *Azolla* с территории СССР. В ископаемом состоянии известны главным образом мегаспоры и массулы. Встречаются они часто, нередко массовы и имеют хорошую сохранность. Более редки отпечатки вегетативных побегов. В сравнении с мегаспорами побеги менее диагностичны и не раскрывают существа самого растения. Судя по мегаспорам, снятым с побегов из эоцена и олигоцена Западной Сибири, обычно относимым к одному виду *A. vera* Krysht., они принадлежат разным видам секции *Rhizosperma* или вымершим родам.

Ископаемые мегаспоры с плавательным аппаратом имеют яйцевидную или эллипсоидальную форму. Очень редко они прикрыты оболочкой мегаспорангия (рис. 7, *15*, *16* — см. вклейку). Чаще же от мегаспорангия сохраняется лишь верхняя, несколько более толстая его часть, имеющая вид усеченно-конического или шлемовидного колпачка, прикрывающего верхушки поплавков. Иногда колпачок вывернут наружу, и на таких экземплярах видно, что он прикреплен к верхнему, несколько расширенному и более плотному концу вытянутопирамидальной центральной колонки. Несколько ниже к той же колонке прикреплены и поплавки, входящие в неглубокие выемки на ее гранях. У видов секции *Azolla* в норме 3 поплавка. Они яйцевидные и почти округлые, подушковидные или сжатые до плоских. Нередки разнообразные по величине и форме дробные поплавки, когда один или два нормальных поплавка разделены на 2—3 более мелких. Под плавательным аппаратом на верхней части мегаспоры у всех современных и большинства ископаемых видов секции *Azolla* имеется поясок. Он бывает широким и узким, плоским и валиковидным, цельным, надрезанным и прерывистым. От верхнего края пояска отходят 3 клиновидных отростка, входящих в промежутки между поплавками. Эти отростки в виде низких гребней продолжаются на несколько приплюснутой поверхности мегаспоры и сливаются с ребрами центральной колонки. Сверху на мегаспоре виден трехлучевой рубец, делящий поверхность верхушки на 3 площадки, ограниченные в периметре выступами пояска. В общем типе мегаспоры *Azolla* без плавательного аппарата сходны с мегаспорами современных *Isoëtes*, в меньшей степени — с мегаспорами некоторых *Selaginella* и довольно близки к мегаспорам мезозойских и палеозойских лепидофитов. Верхняя поверхность мегаспор лепидофитов имеет разнообразные, иногда очень сложно скомпанованные выросты — папиллы, шипы, простые и бахромчатые бугорки. У некоторых мегаспор из мела имеются еще более сложные сооружения на трехлучевом рубце, скорее представляющие парусовидные приспособления для распространения их ветром. К плавательному аппарату *Azolla* они по крайней мере внешне очень близки. Не случайно сходство общего плана строения мегаспор *Azolla* и лепидофитов рассматривалось как свидетельство родства этих групп (Mädler, 1954). Поверхность внешней оболочки мегаспор *Azolla* бывает ровной, ямчатой и

разнообразно бугорчатой, голой и в разной степени опушенной до войлочной. Массулы с микроспорами чаще встречаются прикрепленными к мегаспорам, реже они одиночные или в тетрадах.

Представители секции *Azolla* пока известны с олигоцена. Наиболее разнообразны, массовы и широко распространены они (от Франции и Голландии до Якутии) в миоцене, но в миоцене же в основном и вымирают. Только *A. interglacialica*, появившаяся где-то в конце миоцена, доживает до плейстоцена в Европе, Западной Сибири и Казахстане, но в плейстоцене и она вымирает. Для третичной флоры СССР приводятся 10 видов и одна разновидность. Число видов для этого времени и территории совсем невелико и вскоре значительно увеличится. Об этом свидетельствуют уже собранные коллекции. Виды различаются не очень резко, признаки иногда заходят. Отдельные экземпляры одной коллекции близко повторяются в другой, хотя набор форм каждой коллекции всегда особый. Довольно редко в одной коллекции представлено несколько видов этой секции, но некоторые коллекции лишь производят впечатление сборных, так как крайние их формы соединяются промежуточными. Систематика данной группы очень трудна и в ней еще очень много неясного; группой в целом в данном плане еще никто не занимался. Виды секции *Azolla* по мегаспорам и массулам группируются на безпоясковые и поясковые, опушенные и голые, ямчатые, гладкие и различно бугорчатые, с септированными и несептированными глохидиями. Отдельные признаки (ямчатость, бугорчатость, войлочность) исчезали у следующего поколения, но позднее снова в меньшей степени проявлялись, свидетельствуя о родстве древних и молодых видов. Виды появлялись внезапно и вскоре вымирали, ни один вид не был долговременным. У каждого вида довольно строгая географическая приуроченность и, очевидно, особые экологические свойства, но группы близких видов в целом имели широкий ареал. Понять своеобразие каждого вида и место его в истории развития секции сейчас еще трудно, поэтому отметим лишь некоторые особенности систематики и основные моменты истории группы.

Мегаспоры большей части рассматриваемых видов третичной флоры СССР вполне отвечают признакам секции *Azolla*. Наиболее заметно от современных отличается олигоценовая *A. tuganensis* из Западной Сибири. У мегаспор этого вида вместо настоящего, т. е. резко обособленного снизу, пояска имеется лишь валиковидное вздутие, нижний край которого незаметно переходит в поверхность периспория. У предковых форм возможны и беспоясковые мегаспоры. Эта особенность, а также наличие дробных поплавков у многих молодых видов дают повод связывать секцию *Azolla* с секцией *Rhizosperma*, так как у одного вида последней — *A. nikitinii* Dorof., известного из сармата Николаевской и Ростовской областей (Дорофеев, 1955а, 1959) и из миоцена Польши (Łańcucka-Środoniowa, 1958) — имеется подобное же вздутие на месте пояска. Все это — свидетельство родства секций, но у молодых видов явление это уже остаточное, атавистически проявившееся, исходные же для обеих секций формы вымерли значительно раньше, по крайней мере до эоцена, так как вполне оформленные представители секции *Rhizosperma* известны из эоцена. Секция же *Azolla* скорее отошла от каких-то вымерших раннетретичных родов с мегаспорами без пояска и со многими поплавками.

Отличительной чертой некоторых ископаемых видов является ямчатый периспорий. Небольшие и неглубокие ямки редко разбросаны по поверхности периспория. Это архаичный признак, свойственный олигоценовой *A. tuganensis*, частично миоценовым *A. kryshtofovichii* и *A. rossica*, но сохраняющийся у верхнесарматской *A. glabra*, хотя у большей части верхнемиоценовых видов Европы и Сибири ямки на периспории отсутствуют. Сходные, но более крупные и обильные ямки имеются у современной *A. mexicana* Presl из Северной и Южной Америки.

Интересы мегаспоры с бугорчатым периспорием. У олигоценовой *A. tuganensis* и у среднемиоценовой *A. rossica* бугорков нет, но у ранне-

миоценовой *A. kryshtofovichii* они появляются, но еще не на всех экземплярах, зачаточные (широкие, низкие, едва припухлые, редкие). Наиболее обильны своеобразные бугорки у среднемиоценовой западносибирской *A. monilifera* и у ее европейской разновидности var. *moniliferoides*. Бугорки у них крупные, перетянутые в основании, полные, с гладкой поверхностью беловатого цвета, располагаются в один ряд под пояском или сплошь по всему периспорию. У верхнемиоценовых европейских и сибирских видов бугорки такого типа встречаются гораздо реже, менее обильны (остаточная монилиферность) или совсем отсутствуют. Своеобразные бугорки у среднемиоценовой *A. tambovica*: один полный или неполный ряд плотных с неровной поверхностью иногда бахромчатых бугорков, или их вообще нет. У самого молодого европейско-сибирского вида *A. interglacialica* бугорки другого типа — плотные, без перетяжки в основании, с неровной поверхностью. Такого же типа бугорки и у современной *A. filiculoides* Lam. из Северной и Южной Америки и у ее разновидности var. *rubra* R. Br. из Австралии и Новой Зеландии.

Большей части видов секции *Azolla* свойственна опушенность мегаспор. Наиболее сильно опушены мегаспоры в основном среднемиоценовой *A. tomentosa*. Заметно опушены мегаспоры *A. monilifera*. Более древние и молодые виды имеют слабое опушение, а у позднемиоценовых и самых южных видов СССР *A. glabra* и *A. tanaitica* мегаспоры почти голые. Но опушение характерно и для древнейших представителей семейства — вымерших родов, известных из мела и раннего палеогена Европы, Сибири и Северной Америки. Сильно опушены и мегаспоры современных *A. caroliniana* Willd. (Северная Америка) и *A. microphylla* Kaulf. (Южная Америка). Мегаспоры других современных видов *A. mexicana* и *A. filiculoides* опушены слабо. Очевидно, опушение мегаспор — общая черта большей части представителей семейства, хотя у видов секции *Rhizosperma* опушение мегаспор более слабое.

Массулы почти всех видов с территории СССР снабжены несептированными глохидиями. Только у отдельных экземпляров из западных областей глохидии септированы. У многих западноевропейских ископаемых видов глохидии четко септированы. Почти все современные виды имеют септированные глохидии.

При сравнении мегаспор разных видов обнаруживается родство нескольких групп. Близки между собой олигоценовая *A. tuganensis* и раннемиоценовая *A. kryshtofovichii*, стоящие в естественном эволюционном ряду. Этому же этапу развития отвечает и миоценовая тамбовская *A. rossica*, близкая к названным западносибирским видам. Как-то внезапно появляется группа *A. monilifera*, представленная массой характерных мегаспор в среднем миоцене Западной Сибири и Европы. Но находка у несколько более древней *A. tambovica* своеобразных мегаспор с одним рядом плотных бугорков, сопровождаемых безбугорковыми мегаспорами, дает основание выводить всю группу монилиферных видов из более древней группы *A. tuganensis*, *A. kryshtofovichii* и *A. rossica*, из которых к монилиферным ближе всего *A. kryshtofovichii*. *A. tambovica* и *A. monilifera* связаны очень тесно, отдельные мегаспоры — эллипсоидальные, с одним рядом бугорков (ср. рис. 5, *21—24* и рис. 6, *11*, *15* — см. вклейку) — почти наразличимы, хотя остальные мегаспоры этих коллекций различаются довольно четко. Несомненна также связь *A. monilifera* с *A. tomentosa*, и скорее всего последняя отошла от первой. В Западной Сибири и особенно в Европе мегаспоры *A. monilifera* сопровождаются более редкими, еще мелковатыми, сильно опушенными мегаспорами с единичными бугорками или совсем без них. Из этих ранних форм *A. tomentosa* (f. *tomentosella* Dorof.) легко вывести настоящую *A. tomentosa* с более крупными мегаспорами, совсем без бугорков, которая переживает *A. monilifera* и переходит в верхний миоцен.

Верхнемиоценовые виды со слабо опушенными (*A. irtyshensis*, *A. poltavica*) и почти голыми (*A. glabra*, *A. tanaitica*) мегаспорами фиксируют особый этап развития секции *Azolla*. Каждый из них достаточно обособлен

и связи у них сложные, скорее всего у каждого с особым предком, хотя все они пришли на смену *A. tomentosa* и частично сосуществовали с ней. Наиболее архаичный признак — ямчатый периспорий у *A. glabra* — связывает этот южноевропейский вид с самым древним *A. tuganensis*, отчасти и с миоценовым *A. rossica*, хотя в основных чертах морфологии он отличается от них резко. *A. irtyshensis* и *A. poltavica* со слабо опушенными мегаспорами вроде бы связаны с *A. tomentosa*, но у обоих видов сохранились черты монилиферных видов и по общей форме мегаспор они отличаются от обоих вероятных предков. *A. tanaitica* из Ростовской обл. общей формой мегаспор довольно близка к соседним видам *A. poltavica* и *A. glabra*, но от первого отличается почти голыми мегаспорами, а от второго — ровным, а не ямчатым периспорием. Очевидно, развитие секции шло не прямолинейно, а сложной ветвью. Самый молодой и последний представитель секции и всего рода *Azolla* в Европе, Сибири и Казахстане *A. interglacialica* скорее всего представляет особую ветвь, отошедшую от ранних бугорчатых видов типа *A. tambovica* и даже *A. kryshtofovichii*.

В таблице приведен список видов рассматриваевой секции и показана их приуроченность ко времени. Наиболее богаты видами средний и верхний миоцен. Нужно помнить, что эти одновременно существовавшие виды распределялись по разным областям.

Геологическое распространение видов *Azolla* секции *Azolla*

Вид	Олигоцен			Миоцен			Плиоцен			Плейстоцен		
	н.	ср.	в.	н.	ср.	в.	н.	ср.	в.	н.	ср.	в.
A. tuganensis Dorof.			—									
A. kryshtofovichii Dorof.				—								
A. rossica Dorof.					—							
A. tambovica Dorof.					—							
A. monilifera Nikit.					—							
A. tomentosa Nikit.					—	—						
A. glabra Nikit.						—						
A. tanaitica Dorof.						—						
A. poltavica Dorof.						—						
A. irtyshensis Dorof.						—						
A. interglacialica Nikit.						·····	·····	·····	—	—	·····	

В современной флоре сохранилось немного видов из секции *Azolla*. Распространены они довольно широко (Северная, Центральная и Южная Америка, Австралия, а также и Восточная Азия на север до Японии, где имеется какой-то вид этой секции), но в сравнении с третичным временем ареал секции сильно сократился за счет огромной территории Северной Евразии. Нужно отметить, что современные виды изучены еще очень плохо, особенно их генеративные органы, по которым главным образом и различаются виды этого рода. Судя по очень схематичным изображениям мегаспор даже в лучших работах (Swenson, 1944) и по немногим мегаспорам с герабарных экземпляров, в современной флоре представлены лишь сравнительно молодые формы, близкие к ископаемым европейско-сибирским из среднего, верхнего миоцена и выше до плейстоцена. Наиболее же архаичных форм типа олигоценовой *A. tuganensis* с недоразвитым пояском или миоценовой *A. monilifera* среди современных видов нет. Нет в современной флоре мегаспор даже отдаленно сходных с мегаспорами из мела и раннего палеогена Северной Евразии и Африки, фиксирующих совершенно исчезнувшие формы, на основе которых после существенных преобразований сформировались более молодые секции *Azolla* и *Rhizosperma* современной флоры. Примечательно, что наиболее молодой

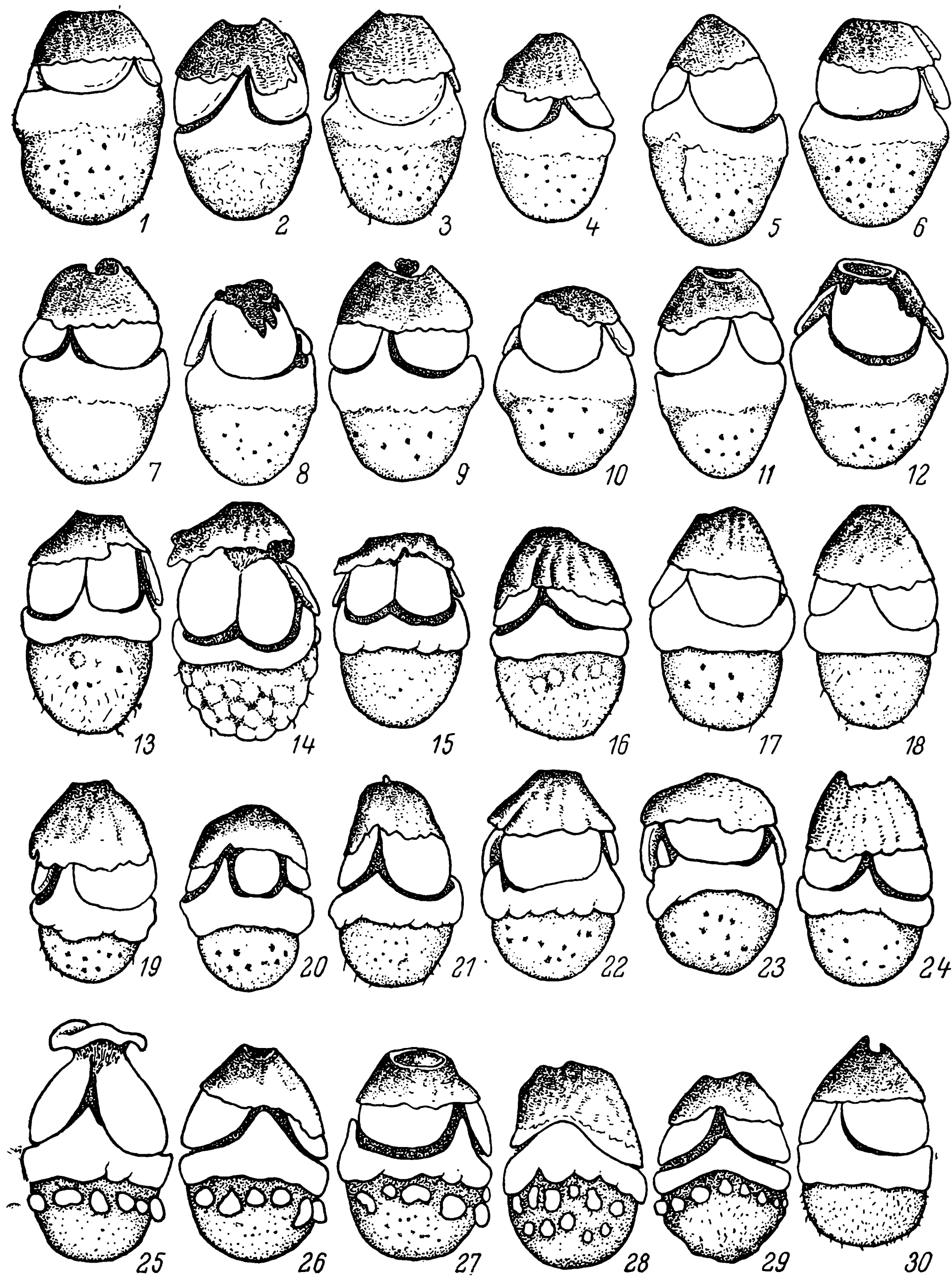


Рис. 1. Мегаспоры *Azolla*, ×80.

1—12 — *A. tuganensis* Dorof., *1—4* — Томская обл., Туган, скв. 1129, гл. 40, олигоцен; *5—12* — Томская обл., Белый Яр, олигоцен. *13—18* — *A. kryshtofovichii* Dorof., Омская обл., Екатерининское, миоцен. *19—24* — *A. rossica* Dorof., Тамбовская обл., Вольная Вершина, скв. 33, гл. 61—63, миоцен. *25—30*—*A. tambovica* Dorof., Тамбовская обл., Вольная Вершина, скв. 13, гл. 70—73, миоцен.

представитель секции *A. filiculoides* ныне распространен в областях теплоумеренной, субтропической, частично тропической флоры Америки и Австралии. В прошлом же его близкий аналог *A. interglacialica* был характерен для весьма умеренной флоры плиоцена и прохладной — плейстоцена Европы и Сибири. В субтропической и почти тропической флорах юга Европы и Казахстана, процветавших здесь в эоцене, отсутствуют даже близкие к этим видам формы. Тропическая флора вопреки сложившемуся представлению о ее стабильности чуть ли не с мела за время от эоцена не только сократилась территориально, но сильно изменилась

и по составу, так как в нее вошли многие элементы, сформировавшиеся на территории современной умеренной зоны.

Azolla tuganensis Dorof. sp. nov.

(рис. 1, *1—12*; рис. 5, *1—10*)

1962. Дорофеев, Тр. СНИИГГиМС, 22 : 377, рис. 74, designat. typi omissa.
1963. Дорофеев, Трет. фл. Зап. Сибири : 79, рис. 11, 1—8, designat. typi omissa.

Голотип: Томская обл., станция Туган, скв. 1129, гл. 40, олигоцен, БИН, № 500-1, рис. 1, *1*, рис. 5, *1*.

Мегаспоры 0.32—0.4×0.22—0.3 мм, эллипсоидальные, продолговатые или короткие, в контуре ромбовидные. Плавательный аппарат низкий, колпачок небольшой, тонкий, светлый, поплавки цельные. Поясок недооформлен, чаще это широкий, выпуклый валик, иногда вверху воронковидно расширен, а снизу нередко отграничен от периспория, от которого отличается лишь ровной поверхностью и более светлой окраской. Нижняя часть мегаспоры полушаровидная или слегка удлиненная, поверхность ее ровная, покрытая редкими, небольшими ямками. Опушение слабое. Глохидии короткие, несептированные.

Наиболее архаичный вид: удлиненная форма мегаспор, недоразвитый поясок, ямчатый периспорий, короткие глохидии. Известен из трех местонахождений Томской обл.

Azolla kryshtofovichii Dorof. sp. nov.

(рис. 1, *13—18*; рис. 4, *2*, *2a*; рис. 6, *1—10*)

Голотип: Омская обл., Екатерининское, миоцен, БИН, № 525-3, рис. 1, *13*; рис. 6, *1*.

Мегаспоры 0.32—0.41×0.22—0.28 мм, эллипсоидальные, продолговатые и короткие. Плавательный аппарат от половины общей длины и короче, поплавки припухлые, нередко дробные. Поясок широкий, выпуклый, у экземпляров с дробными поплавками узкий, изогнутый, местами еще нерезко отделен от периспория снизу. Периспорий с ямками. Опушение заметное, но не обильное. Глохидии короткие несептированные.

Вид еще сохраняет какие-то черты олигоценового *A. tuganensis*, (сходство общей формы мегаспор, ямчатый периспорий), но заметно от него отличается более оформленным пояском, наличием больших бугорков на периспории и более сильным опушением. Очень характерны для вида дробные поплавки.

Azolla rossica Dorof. sp. nov.

(рис. 1, *19—24*; рис. 4, *1*, *1a*; рис. 5, *11—20*)

Голотип: Тамбовская обл., Вольная Вершина, скв. 33, гл. 61—63, миоцен, БИН, № 410-1, рис. 1, *22*, рис. 5, *19*.

Мегаспоры 0.32—0.37×0.2—0.27 мм, эллипсоидальные и яйцевидные, продолговатые и короткие, близкие к ромбовидным. Плавательный аппарат довольно высокий, конический, поплавки чаще сжатые, в основном цельные. Поясок широкий, плоский и валиковидный, местами снизу нерезко отграничен, а вверху слегка расширен. Основание мегаспоры небольшое, иногда меньше $^1/_3$ общей величины, периспорий без бугорков, но нередко с мелкими ямками. Массулы в тетрадах, глохидии короткие.

Вид, очень близкий к *A. kryshtofovichii*, от которого отличается несколько более мелкими мегаспорами, особенно небольшим основанием, более удлиненным плавательным аппаратом, более плоскими, в основном цельными поплавками и ровным периспорием.

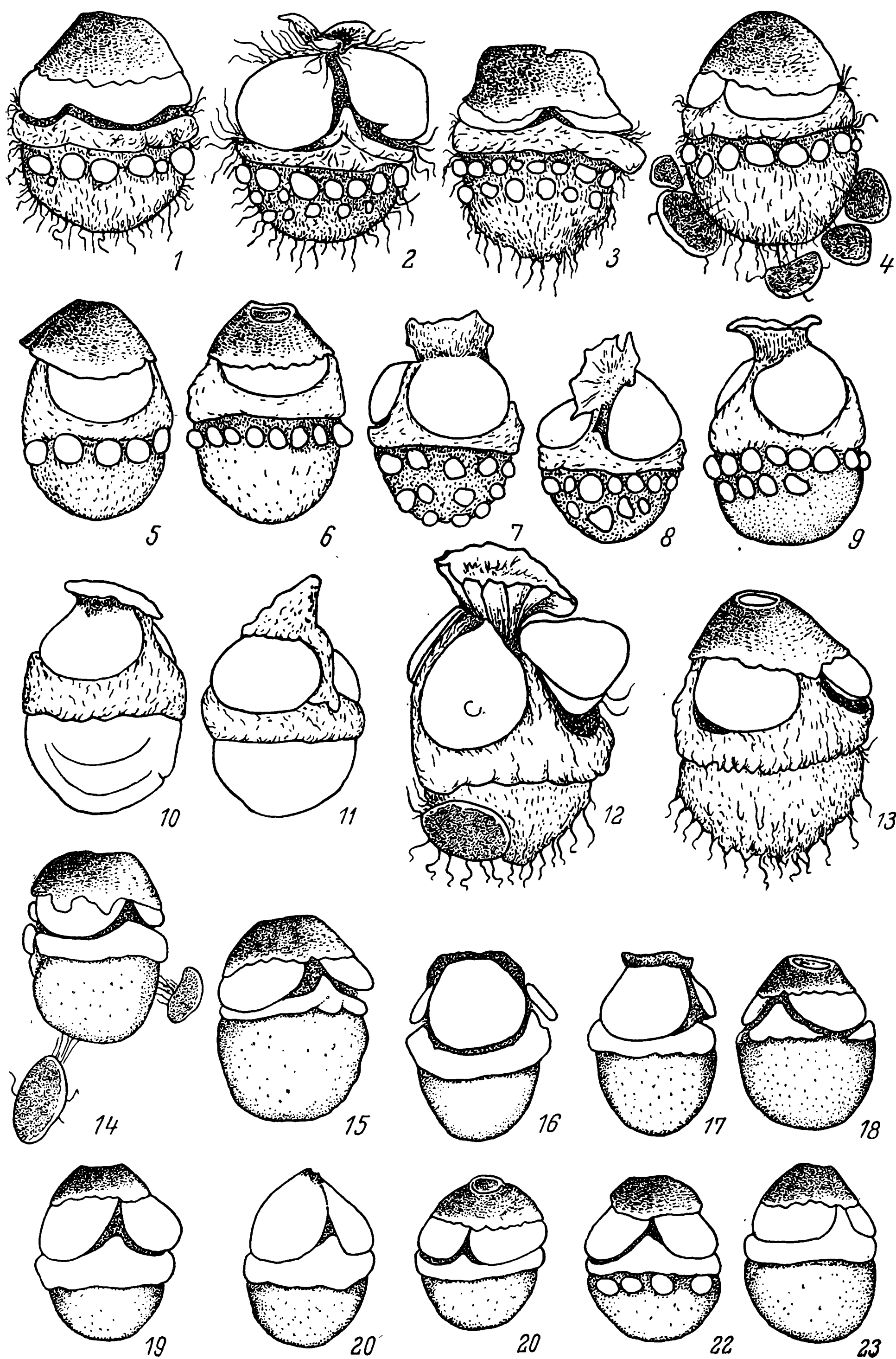


Рис. 2. Мегаспоры *Azolla*, ×80.

1—9 — *A. monilifera* Nikit., *1*, *2* — Тамбовская обл., Осетровы Отруба, скв. 15, гл. 60—63, 5, миоцен, *1—4* — типовые экземпляры; Тюменская обл., Юровское, миоцен; *5—9* — var. *moniliferoides* Dorof., Тамбовская обл., Первомайское, скв. 73, гл. 46—48, миоцен; *10—13* — *A. tomentosa* Nikit., *14—23* — *A. irtyshensis* Dorof., Омская обл., Лежанка, миоцен; *14*, *15* — Томская обл., Киреевское, миоцен.

Azolla tambovica Dorof. sp. nov.

(рис. 1, *25—30*; рис. 5, *21—25*)

Голотип: Тамбовская обл., Вольная Вершина, скв. 13, гл. 70—73, миоцен, БИН, № 411-3, рис. 1, *25*, рис. 5, *21*.

Мегаспоры 0.31—0.37×0.22—0.27 мм, яйцевидные и эллипсоидальные. Плавательный аппарат высокий, колпачок плотный, поплавки яйцевидные, выпуклые и плоские. Поясок широкий, плоский и выпуклый, иногда снизу слабо обособлен. Периспорий неровный, у типичных экземпляров с одним рядом бугорков, иногда мелких, едва намечающихся или бахромчатых, у нетипичных мегаспор (рис. 5, *25*) бугорков нет. Опушение у бугорчатых мегаспор слабое, у безбугорковых — умеренное.

Небольшая, но своеобразная коллекция из 14 мегаспор. Типичные (бугорчатые) экземпляры сходны лишь с эллипсоидальными мегаспорами описываемой ниже разновидности var. *moniliferoides* (рис. 6, *11*, *15*), от которых отличаются несколько меньшей величиной, более слабым опушением и плотными, а не полыми и перетянутыми внизу бугорками. Мегаспоры же без бугорков из описываемой коллекции связаны с бугорчатыми, так как среди них есть экземпляры с неполным рядом бугорков и экземпляры с зачаточными бугорками. В целом вся коллекция отличается как от более древнего вида *A. rossica*, так и от более молодого вида *A. monilifera* и, очевидно, фиксирует переходный момент развития группы, связывающий названные виды.

Azolla monilifera Nikit.

(рис. 2, *1—9*; рис. 6, *11—21*)

1966. *Azolla tomentosa* Nikit. var. *monilifera* Nikit., Дорофеев, Бот. ж., 51, 10: рис. 1, 6—8.

1978. *Azolla tomentosa* Nikit. f. *monilifera* Nikit., f. *tuberculata* Nikit., Никитин, Мат. к стратигр. Зап.-Сиб. равнины : 145.

Голотип: Тюменская обл., Юровское, миоцен, БИН, № 508-18, рис. 2, *4*, рис. 6, *20*.

Мегаспоры 0.35—0.47×0.27—0.37 мм, яйцевидные, реже эллипсоидальные. Плавательный аппарат менее половины общей величины, тупоконический, поплавки яйцевидные, реже округлые, цельные, сжатые. Поясок широкий, плоский, прямой, или узкий валиковидный и изогнутый, цельный или надрезанный, местами выклинивающийся. Бугорки под пояском округлые и овальные, редко фигурные, одинаковые или разновеликие, полые, в основании перетянутые, белые, располагаются в 1—3 ряда, иногда сплошь до основания, но книзу мельчают. Войлочный покров обильный на пояске и периспории, волоски длинные. Оголенные участки периспория с ровной, матовой поверхностью, иногда с мелкими, одиночными ямками. Массулы в большом числе, небольшие, глохидии длинные, несептированные.

Название «*monilifera*» ввел П. А. Никитин. Из-за отсутствия описания, неизвестности голотипа и его ранга это название употреблялось очень свободно. Судя по посмертной публикации (Никитин, 1978, с. 45), он различал формы f. *monilifera* (мегаспоры с одним рядом бугорков под пояском) и f. *tuberculata* (число бугорков изменчивое, т. е. большее), которые относил к *A. tomentosa* — виду, понимаемому им широко и повсеместному в миоцене Западной Сибири. Но в этой же работе Никитин называет выделенные им формы «ожерельной» и «бугорчатой» разновидностями, говоря, что они «более обычны в изолированном состоянии» и, как показывают наблюдения, во флорах более древних, чем бещеульские (верхнемиоценовые), откуда описывается *A. tomentosa* и приводятся две названные ее формы. Характерную и своеобразную бугорчатость, или «монилиферность», миоценовых мегаспор, отличную от бугорчатости

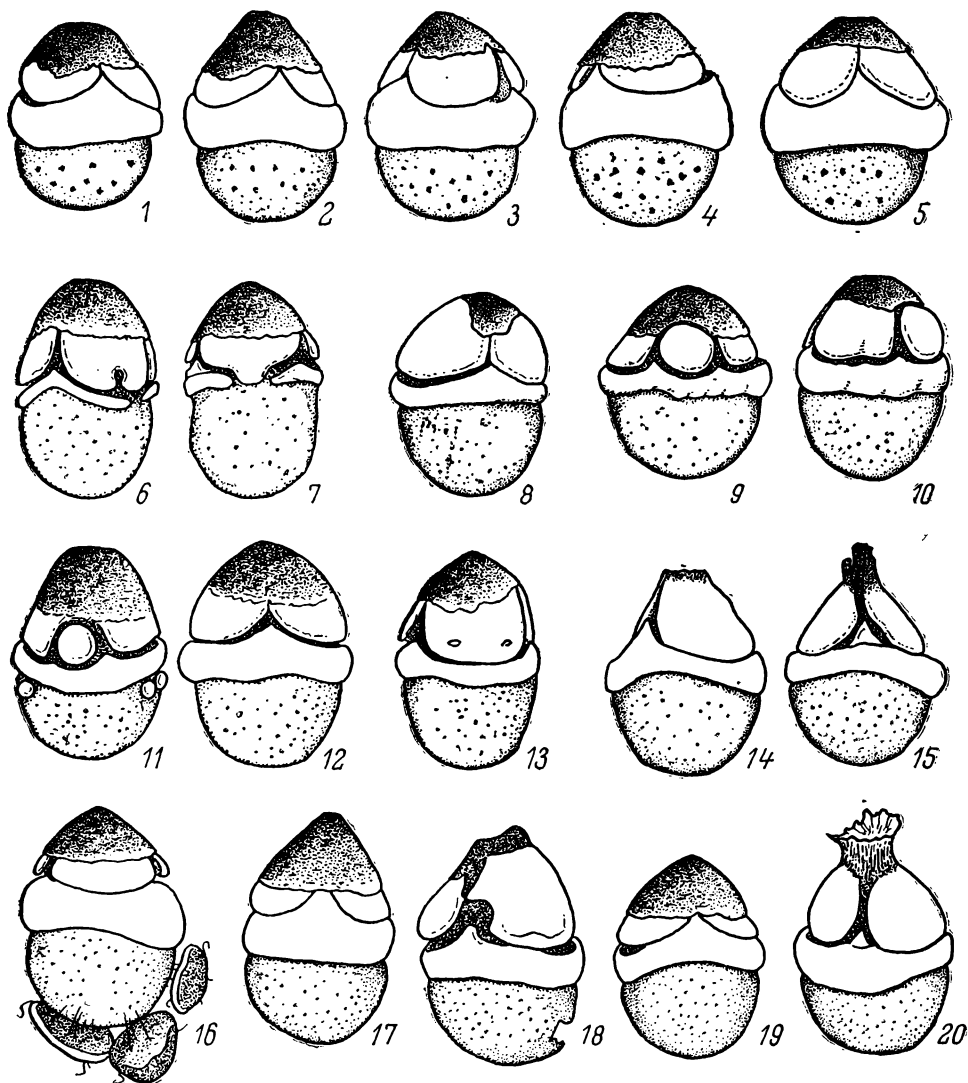


Рис. 3. Мегаспоры *Azolla*, ×80.

1—5 — *A. glabra* Nikit., Николаевская обл., Октябрьское, в. сармат. *6—13* — *A. poltavica* Dorof., Полтавская обл., Лохвица, скв. 5801, гл. 117—118, миоцен. *14—20* — *A. tanaitica* Dorof., Ростовская обл., Багаевская, скв. 12601-б, гл. 24—25, сармат.

более молодого вида *A. interglacialica* Nikit., впервые установил Никитин и дал этому признаку очень удачное название. Мы сохраним это название и авторство Никитина, определим его в ранге видового эпитета, но отнесем это название к более древним мегаспорам из миоцена Западной Сибири (Юровское, Надция), у которых этот признак проявился более четко. И это, конечно, особый вид, а не разновидность или форма. У более же молодых видов Западной Сибири и Европы сохраняется лишь остаточная «монилиферность».

Мегаспоры из миоцена Европы довольно сходны с типовыми западносибирскими, но отличаются от них мелкими деталями, поэтому отнесем их к разновидности var. *moniliferoides* Dorof. var. nov.

Голотип. Тамбовская обл., Первомайское, скв. 73, гл. 46—48, миоцен, БИН, № 405-2, рис. 2, *9*, рис. 6, *12*.

Мегаспоры этой разновидности (рис. 2, *5—9*, рис. 4, 4, *4a*, рис. 6, *11—17*) несколько мельче сибирских (0.3—0.45×0.25—0.37 мм) короткояйцевидные, почти шаровидные, реже эллипсоидальные. Плавательный аппарат главным образом низкий, поплавки округлые, плоские, до листо-

видных, иногда разновеликие, продольно раздельные или надрезанные, войлок менее обилен, несколько иные в деталях и бугорки.

Azolla tomentosa Nikit.

(рис. 2, *10—13*; рис. 4, *5*, *5a*; рис. 7, *13—21*)

1948. Никитин, ДАН СССР, 61, 6 : 1103.
1955а. Дорофеев, ДАН СССР, 102, 6 : рис. 1, *а*, *б*.
1962. Дорофеев, Тр. СНИИГГиМС, 22 : 376, рис. 78.
1963. Дорофеев, Трет. фл. Зап. Сибири : 77, рис. 11, *9—11*.
1978. Никитин, Мат. к стратигр. Зап.-Сиб. равнины : 44, табл. 1, *9—12*.

Голотип: Омская обл., Исаковка, в. миоцен, Никитин, 1978 : 45.

Мегаспоры 0.35—0.48×0.3—0.37 мм, эллипсоидальные и яйцевидные. Поплавки цельные. Поясок широкий, плоский. Периспорий ровный, редко с мелкими морщинками или с мелкими бугорками под пояском и в основании. Войлок обильный, волоски длинные.

Типом вида Никитин выбрал мегаспоры из верхнего миоцена Исаковки, но вид более характерен для среднего миоцена (Киреевское, Прииск на Большой Юксе, Надция, Горный в Зап. Сибири, много мест в Тамбовской обл., а также Мамонтова гора на Алдане). В это время вид наиболее широко распространен, мегаспоры в коллекциях массовы и однотипны (без примеси близких видов), отличаются наибольшим размером, зрелостью и обильным опушением. В коллекциях же верхнего миоцена Иртыша (Чернолучье, Лежанка, Исаковка, Карташево), а также из Европы мегаспоры несколько мельче, менее зрелые, слабее опушены и сопровождаются мегаспорами близких видов.

Azolla glabra Nikit.

(рис. 3, *1—5*; рис. 8, *1—5*)

1955б. *Azolla glabra* Nikit., Дорофеев, Тр. БИН, сер. I, 11 : 148, табл. 1, *5—14*.
1968. *Azolla ucrainica* Dorof., Укр. бот. ж. 25, 6 : 68, рис. 1, *4—6*; рис. 2, *1—4*.

Голотип: Николаевская обл. Октябрьское (бывш. Ак-Мечеть), в. сармат, БИН, № 438-1, рис. 3, *1*, рис. 8, *3*.

Мегаспоры 0.32—0.38×0.27—0.32 мм, яйцевидные. Плавательный аппарат низкий, поплавки вогнутые, цельные, редко дробные. Поясок широкий, выпуклый и плоский, ровный или слегка скульптированный, очень редко надрезан или разорван. Периспорий мелкоямчатый, совсем голый или с легкой паутинкой в местах прикрепления массул, у единичных экземпляров по 1—2 бугорка под пояском. Глохидии короткие, несептированные.

Очень своеобразные мегаспоры. Вполне сходные с типичными мегаспоры найдены в в. сармате Очакова и в ср. сармате Демидово на Тилигуле. Близкие мегаспоры, но с септированными глоходиями на массулах приводятся из в. миоцена Рыпина в Польше (Łańcucka-Środoniowa, 1958). Вид европейский и при этом южный.

Azolla poltavica Dorof. sp. nov.

(рис. 3, *6—13*; рис. 8, *6—18*)

1968. *Azolla ucrainica* Dorof., Укр. бот. ж. 25, 6 : 68, рис. 1, *1—3*; рис. 2, *7—9*.

Голотип: Полтавская обл., Лохвица, скв 5801, гл. 117—118, в. миоцен, БИН, № 437-1, рис. 3, *12*, рис. 8, *10*.

Мегаспоры 0.3—0.42×0.22—0.3 мм, в норме эллипсоидальные, слегка вытянутые, но много коротких, яйцевидных. Плавательный аппарат конический, тупой, иногда почти полушаровидный или островатый, скошенный, поплавки толстые, с полукруглым или угловатым нижним краем, иногда с вырезом или с язычком, или с ямками близ края, есть и дроб-

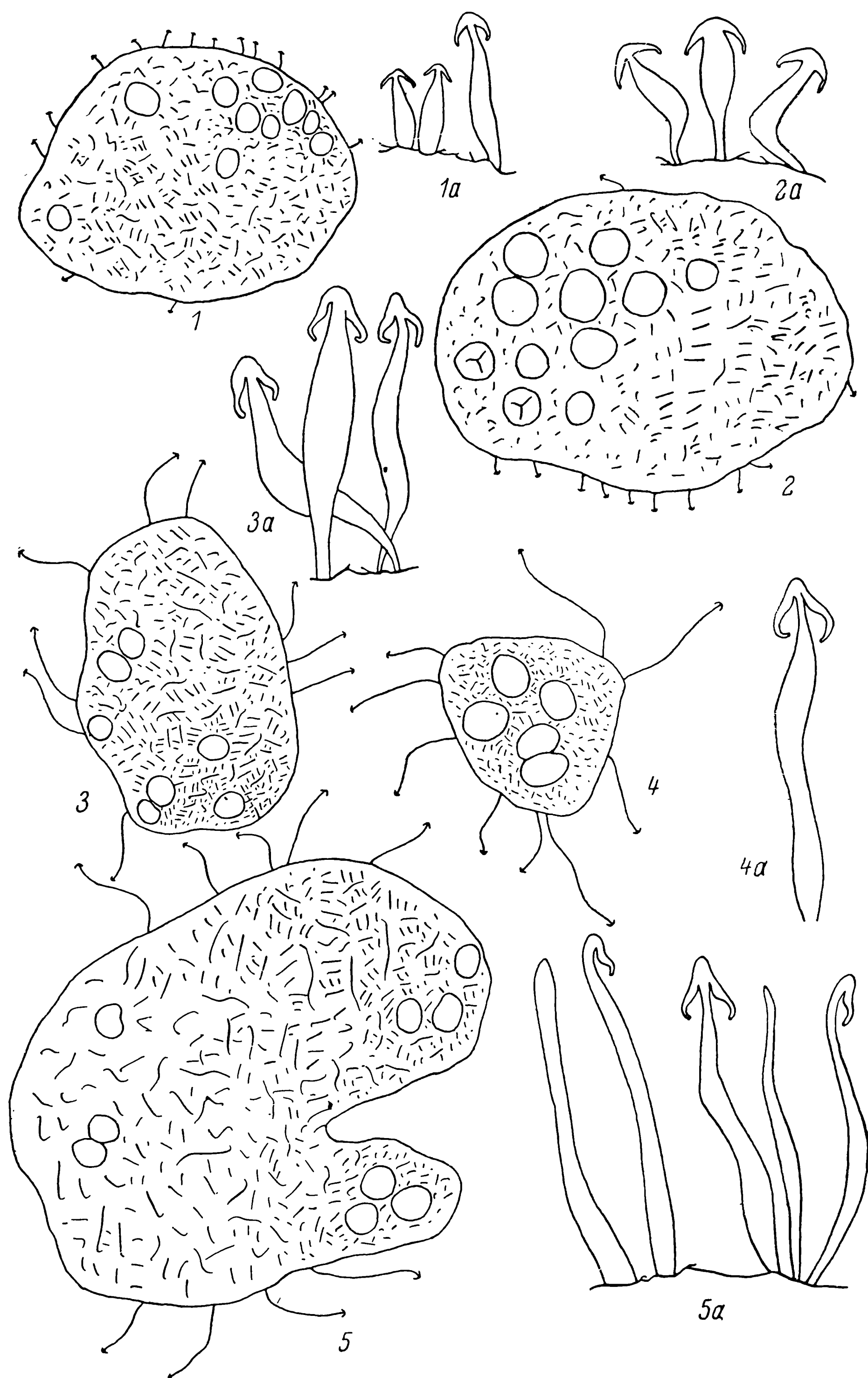


Рис. 4. Массулы (*1—5*; ×140) и глохидии (*1a—5a*; ×420) *Azolla*.

1, *1a* — *A. rossica* Dorof., Тамбовская обл., Вольная Вершина, скв. 33, гл. 61—63, миоцен. *2*, *2a* — *A. kryshtofovichii* Dorof., Омская обл., Екатерининское, миоцен. *3*, *3a* — *A. irtyshensis* Dorof., Омская обл., Исаковка, миоцен. *4*, *4a* — var. *moniliferoides* Dorof., Тамбовская обл., Вольная Вершина, скв. 13, гл. 41—45, миоцен. *5*, *5a* — *A. tomentosa* Nikit., Тамбовская обл., Плоское, скв. 16, гл. 53.8, миоцен.

ные. Поясок широкий, плоский, ровный или узкий, валиковидный изогнутый, иногда разорван, с неровными краями, слегка книзу расширен и нависает над основанием мегаспоры. Периспорий ровный, матовый, опушение заметное, но не сильное, есть экземпляры с немногими бугорками под пояском, есть и уродливые мегаспоры.

В работе 1968 г. мегаспоры этой коллекции приводились под названием *A. ucrainica* Dorof. Последнее название мы ставим в синонимы к *A. glabra* Nikit. Это разные и четко различающиеся виды. У описываемого вида мегаспоры более разнообразны: короткие и продолговатые, с узким и широким пояском, цельными и дробными поплавками, с гладким, заметно опушенным периспорием без ямок. Мегаспоры *A. glabra* более однотипны: все короткие, с низким плавательным аппаратом, поясок у них широкий, толстый, периспорий голый, ямчатый.

Azolla tanaitica Dorof. sp. nov.

(рис. 3, *14—20*; рис. 8, *19—24*)

Голотип: Ростовская обл., Багаевская, скв. 12601-б, гл. 24—25, сармат, БИН, № 452-2, рис. 3, *16*, рис. 8, *21*.

Мегаспоры 0.33—0.42×0.25—0.3 мм, яйцевидные, реже эллипсоидальные. Плавательный аппарат высокий, реже низкий, поплавки цельные, припухлые. Поясок широкий, плоский или выпуклый, цельный. Периспорий ровный, голый или едва опушенный в местах прикрепления массул.

Описываемый вид ближе всего к *A. poltavica*, но отличается от него яйцевидными, более широкими мегаспорами, цельными поплавками, широким пояском и почти голым периспорием. В сарматских отложениях, вскрываемых скважинами в долинах Дона и Сала, встречается часто, но главным образом единично. Кроме типовой, хорошая коллекция мегаспор из сармата Большой Орловки на р. Сал, скв. 7219, гл. 39—40.

Azolla irtyshensis Dorof. sp. nov.

(рис. 2, *14—23*; рис. 4, *3*, *3a*; рис. 7, *1—12*)

Голотип: Омская обл., Лежанка, в. миоцен, БИН, № 521-1, рис. *2*, *18* рис. 7, *2*.

Мегаспоры 0.31—0.42×0.25—0.3 мм, эллипсоидальные, продолговатые и короткие, реже яйцевидные, общий контур ровный, поясок почти не выдается за его края. Плавательный аппарат чаще низкий, закругленный, шлемовидный, почти полушаровидный, реже тупоклиновидный. Поплавки цельные, реже дробные, припухлые и плоские, нижний их край закругленный, тупоклиновидный, иногда с язычком, входящим в выемку пояска, или почти ровный, с угловатыми боками. Поясок узкий, плоский и валиковидный, прямой и изогнутый, местами выклинивается, иногда снизу нерезко обособлен. Периспорий ровный, слабо или заметно опушенный, реже почти голый. Встречаются остаточно монилиферные мегаспоры с 1—3 бугорками под пояском, еще более редки экземпляры с полным рядом бугорков, совсем единичны — сплошь бугорчатые.

Вид хорошо представлен в коллекции из Чернолучья, слабее — из Карташево, бедно — из Исаковки, все — из одновозрастных с Лежанкой отложений по Иртышу в Омской обл. Во всех коллекциях вид сопровождается массой мегаспор *A. tomentosa* и единичными *A. interglacialica*, от которых довольно легко отделяется, хотя с *A. tomentosa* связан более тесно. Гораздо ближе к описываемым мегаспоры из верхнемиоценовых отложений Европы типа *A. poltavica* и др., широко распространенные в Ростовской обл. и на Украине. *A. tomentosa* и *A. interglacialica* их уже не сопровождают, в коллекциях только слабоопушенные, почти и совсем оголенные и остаточно монилиферные мегаспоры новой генерации близких видов. В отличие от *A. poltavica* описываемые имеют более ровный общий

контур, плавательный аппарат у них ниже, а тело мегаспоры более удлиненное, под пояском не так сильно стянутое, поясок нерезкий, периспорий ровный и бугорчатый, более сильно опушенный.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. **1955а.** Ископаемая флора с р. Большой Юксы в Западной Сибири. ДАН СССР, 102, 6. — **1955 б.** Сарматские растения с рек Тилигула и Южного Буга. Тр. БИН АН СССР, I, 11. — **1959.** Материалы к познанию миоценовой флоры Ростовской области. Проблемы бот., 4. — **1962.** Мегаспоры, семена и плоды из третичных отложений Западной Сибири. Тр. Сиб. научн.-исслед. инст. геол., геоф. и минер. сырья (СНИИГГиМС), 22. — **1963.** Третичные флоры Западной Сибири. — **1966.** О миоценовой флоре с. Юровского на Иртыше. Бот. ж., 51, 10. — **1968.** Про мегаспори *Salvinia*, *Azolla* та *Pilularia* із неогенових відкладів України. Укр. бот. ж., 25, 6.

Козо-Полянский Б. М. **1965.** Курс систематики высших растений.

Никитин П. А. **1948.** Плиоценовые флоры с р. Оби в районе Томска, ДАН СССР, 61, 6. — **1978.** Плиоценовая флора у дер. Исаковки на Иртыше. Мат. к стратигр. Зап.-Сиб. равнины. Томск.

Kempf E. K. **1969.** Elektronmikroskopie der Magesporen von *Azolla tegeliensis* aus dem Altplejstozän der Niederlande. Palaeontographica, Abt. B, 128.

Łańcucka-Środoniowa M. **1958.** *Salvinia* i *Azolla* w miocenie Polski. Acta biol. cracoviensia, 1.

Mädler K. **1954.** *Azolla* aus dem Quartär und Tertiär sowi ihre Bedeutung für Taxonomie älterer Sporen. Geol. Jb., 70, Hanover.

Schloemer A. **1953.** Ein verwilderter Wasserfarn, *Azolla filiculoides*. Natur und Volk, 83.

Swenson H. K. **1944.** The New World species of *Azolla*. Amer. fern J., 34.

Wetter C. **1950.** Ein tropischer Wasserfarn im Rhein. Natur und Volk, 80.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 III 1979

SUMMARY

Ten species of *Azolla* sect. *Azolla* from the U. S. S. R. Oligocene and Miocene are described. The morphological structure of megaspores and its historical evolution are considered. A brief sketch of development of sect. *Azolla* based on these data is given.

УДК 582 : 581.331.2 : 635.965.285.3

Л. А. Куприянова, Т. А. Алиев

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ К СИСТЕМАТИКЕ РОДА *ALLIUM* L. (*ALLIACEAE* J. G. AGARDH)

L. A. KUPRIANOVA, T. A. ALIEV. PALYNOLOGICAL DATA ON THE TAXONOMY OF THE GENUS *ALLIUM* L. (*ALLIACEAE* J. G. AGARDH)

Описываются результаты изучения со световым и электронным микроскопами структурных особенностей и разнообразия пыльцевых зерен рода *Allium*; устанавливаются три морфологических типа пыльцы. Показаны сходство и различие пыльцы *Allium* с пыльцой *Amaryllidaceae* и *Liliaceae*. Указывается также на своеобразие пыльцевых зерен *Allium*, свидетельствующее в пользу обособления этого рода и некоторых других близких ему родов в особое сем. *Alliaceae*.

Считается, что луки в палинологическом отношении удивительно однообразны и не представляют особого морфологического интереса. Однако при исследовании пыльцы из разных секций рода выяснились характерные морфологические особенности отдельных видов и их групп. Изучение же пыльцы со сканирующим микроскопом показало, что поверхность пыльцевых зерен, казавшаяся совсем гладкой, во многих случаях имеет различную субмикроскопическую структуру.

Род *Allium* — один из крупнейших родов, распространен в северном полушарии, объединяет более 500, а может быть, даже и более 650 видов, представленных особенно обильно в Средней и Малой Азии. В СССР произрастают около 240 видов.

Луки — обитатели открытых мест, и лишь немногие из них растут в лесах. Многообразие луков приурочено к горным и пустынным районам. Часто различные виды рода произрастают вместе. В Азербайджане, например, в Кубинском р-не в горах Беш-Бармаг растут вместе *A. rubellum* Bieb., *A. affine* Ledeb., *A. albidum* Fisch., *A. erubescens* C. Koch и *A. atroviolaceum* Boiss. Совместное произрастание приводит часто к гибридизации. Для луков характерно наличие живородящих форм с образованием луковичек в зонтиковидных соцветиях. Это можно наблюдать у *A. rotundum* L. (особенно высоко в горах), у *A. vineale* L., *A. sativum*, и у *A. cepa* L.

У однодольных по сравнению с двудольными явление апомиксиса распространено мало. Род *Allium* интересен именно в этом отношении, так как у отдельных его видов установлены четыре группы форм апомиксиса (Хохлов, 1967). Наличие гибридов, апомиктов а также живородящих форм (вегетативного размножения) находит отражение и в структуре пыльцевых зерен. У многих видов луков имеется то или иное количество стерильных, деформированных пыльцевых зерен. Особенно часто это наблюдается у *A. cepa*, *A. sativum*, *A. porrum* L., являющихся древними культурными растениями — возраст культуры некоторых из них достигает более 4 тыс. лет.

Систематика рода *Allium*, объем его, число видов, секций, подродов, а также положение рода в филогенетической системе продолжают оставаться остро дискуссионными.

А. И. Введенский, обработавший луки для «Флоры СССР» (1935) и установивший при этом многочисленные новые виды, подразделял род на 10 секций, причем к последней секции он отнес род *Nectaroscordum* Lindl. Введенский не считал нужным разделять род *Allium* на отдельные подроды.

Вендельбо (Wendelbo, 1969), изучавший луки флоры Ирана, сгруппировал виды в 4 подрода: *Rhizirideum* (Koch) Wendelbo, *Allium*, типом которого является чеснок (*A. sativum*), *Molium* (Koch) Wendelbo, охватывающий в основном средиземноморские виды, и *Melanocrommyum* (Webb et Bertn.) Wendelbo, являющийся наиболее эволюционно подвинутым. *Nectaroscordum* Вендельбо рассматривает в качестве самостоятельного рода.

В региональных и республиканских флорах СССР виды луков обычно не подразделяются ни на секции, ни на подроды (Флоры Кавказа, Азербайджана, Грузии, Крыма, Зап. Сибири и др.). Исключением служат флоры Узбекистана (1941) и Таджикистана (1963). В последней Введенский, придерживаясь своей прежней точки зрения, отнес виды *Allium* к 5 секциям: *Rhizirideum* G. Don, *Cepa* Prokh., *Haplostemion* Boiss., *Porrum* G. Don и *Molium* G. Don. Кроме того, в этой же флоре *Allium* в отличие от предшествующих его обработок был отнесен к сем. *Amaryllidaceae*.

В обработке луков Т. В. Егоровой (1977) для 7-го выпуска «Растений Центральной Азии» *Allium* оставлен в сем. *Liliaceae*. Следуя Вендельбо, Егорова объединила луки в 5 подродов: *Rhizirideum*, *Bromatorrhiza*, *Allium*, *Molium*, *Melanocrommyum* и в 16 секций. Все изученные виды (а их было 81) она смогла уложить в классификационную схему Вендельбо.

Следует упомянуть еще работу Р. В. Камелина «Флорогенетический анализ естественной флоры горной средней Азии» (1973), в которой автор дает общую характеристику *Allium*, относя его к сем. *Alliaceae*. Камелин принял классификацию, предложенную Вендельбо, причем указал число среднеазиатских видов для каждого подрода.

Таким образом, ясно, что существуют две точки зрения о систематике рода *Allium*. По Введенскому, *Allium* — монотипический род, деление его только секционное. По Вендельбо, этот род глубоко расчлененный и должен быть подразделен на подроды и многие секции.

Палинологические исследования показали, что пыльцевые зерна луков относительно однообразны, однако могут быть разделены на 3 обособленные типа.

Не менее интересен вопрос и о положении луков в филогенетической системе. По этому поводу существуют четыре точки зрения о родственных связях луков и их положении в системе.

Наиболее распространено представление о том, что *Allium* является особой трибой в семействе *Liliaceae* (Engler, 1888; Krause, 1930; Введенский, 1935; Melchior, 1964; Wendelbo, 1968, и др.). Эту точку зрения отчасти подтверждают данные, полученные в результате иммуноэлектрофоретического исследования белков семян лилиейных (Чупов, Кутявина, 1978). Авторы приходят к выводу, что подсемейство *Allioideae* представляет собой компактную группу, тесно связанную с другими представителями *Liliaceae* и лишь в незначительной степени — с *Amaryllidaceae*. Другие исследователи (Hutchinson, 1944; Введенский, 1963; Traub, 1968) считают, что род *Allium* относится к сем. *Amaryllidaceae*. Это мнение многим систематикам показалось очень заманчивым. Введенский (1963, с. 292) писал: «Наличие верхней и нижней завязи у однодольных обычно переоценивают; более серьезное значение имеет зонтиковидное соцветие, сидящее на безлистной стрелке».

Если придавать такое большое значение зонтиковидному соцветию, то следовало бы перенести род *Butomus* с его характерным зонтиковидным соцветием к *Alliaceae* или к *Amaryllidaceae*. Заметим, что сближение *Butomus* с названными семействами сделано Л. А. Куприяновой (1954) на основании сходства строения пыльцевых зерен.

Некоторые систематики (Agardh, 1858; Lotsy, 1911; Тахтаджян, 1966, и др.) обособляют род *Allium* в особое сем. *Alliaceae* и располагают его между семействами *Liliaceae* и *Amaryllidaceae*. Ряд исследователей (Cronquist, 1968; Thorne, 1968; Тахтаджян, 1970) соединяют *Liliaceae*, *Alliaceae* и *Amaryllidaceae* в одно семейство.

Палинологические данные показали, что пыльцевые зерна сем. *Alliaceae* представляют собой хорошо отграниченную группу со своеобразным, мономорфным типом пыльцы, резко отделяющуюся от пыльцы семейств *Liliaceae* и *Amaryllidaceae* (табл. 1). Последним семействам присуща очень разнообразная пыльца в основном крупных размеров.

ТАБЛИЦА 1

Характерные признаки пыльцы семейств *Alliaceae*, *Liliaceae* s. lat. и *Amaryllidaceae*

Признаки	*Alliaceae*	*Liliaceae* s. lat.	*Amaryllidaceae*
Форма	Однообразная, бобовидная, с большей частью асимметричными латеральными сторонами	Разнообразная, лодочковидная, шаровидная, пирамидальная, редко бобовидная	Более или менее однообразная, чаще всего лодочковидная, пирамидальная, бобовидная
Размер большого экваториального диаметра, мкм	(18) 22.0—40 (60.0)	(18) 25—80 (110)	(12.5) 25.2—75 (160)
Апертуры	1 борозда, узкая, щелевидная, дистальная, латеральная, полукольцевая	1, 2 борозды, широкие, 2, 5 пор, спиральные борозды, 3 щели	1, 2 борозды, широкие, 2 поры, 2—8 апертурные, 3 щели
Толщина экзины, мкм	(0.8) 1.0—1.7 (3.0)	(1.0) 1.7—2.0 (3.5)	(1.0) 1.7—3.5 (5.0)
Скульптура	Отсутствует или очень мелкая, струйчатая или сетчатая, видная только при СЭМ	В большинстве случаев крупносетчатая, шиповатая, бугорчатая.	В большинстве случаев крупносетчатая, мелкосетчато-ямчатая, шиповатая, бугорчатая

Сем. *Alliaceae* выглядит наиболее естественным в том случае, если трибы *Agapantheae* и *Gilliesieae* рассматриваются отдельно. Пыльцевые зерна представителей этих триб отличаются от пыльцевых зерен луков большим размером, скульптурой, характером борозды. И даже в пределах самой трибы *Allioideae* пыльца рода *Gagea* очень сильно отличается от настоящих луковых. Таким образом, палинологические данные свидетельствуют в пользу точки зрения Лотси (Lotsy, 1911), рассматривавшего трибы *Agapantheae* и *Gilliesieae* в качестве самостоятельных семейств отдельно от сем. *Alliaceae*.

Кроме *Allium* и *Nectaroscordum*, к сем. *Alliaceae*, по-видимому, нужно относить южноамериканские андские роды — *Nothoscordum* и, возможно, *Brodieae*, и *Leucocaryne*. Пыльцевые зерна этих трех родов были описаны и изображены в «Пыльцевой флоре Чили» (Heusser, 1971). Сходство их с пыльцой *Allium* особенно проявляется в размерах, форме зерен и в почти незаметной скульптуре экзины. Надо отметить, что эти роды в названной работе, вслед за Мунозом (Munoz, 1959), отнесены к сем. *Amaryllidaceae*.

Цитологии и систематике рода *Allium* посвящена работа Трауба (Traub, 1968), в которой автор предлагает подразделить род на 3 подрода: *Amerallium* Traub, *Allium* и *Nectaroscordum* (Lindl.) Gren. et Godr. Подрод *Amerallium* охватывает все североамериканские виды, имеющие основное число хромосом x=7, к этому же подроду относятся некоторые виды средиземноморской секции *Molium*. Евроазиатские же виды луков с основным числом хромосом x=8 Трауб отнес к подродам *Allium* и *Nectaro-*

scordum.[1] Из подрода *Amerallium* нам удалось изучить пыльцу только лишь *A. ursinum* и *A. canadense* — типового вида подрода, пыльцевые зерна которых оказались дистально однобороздными, принадлежащими к наиболее древнему типу пыльцы I. Интересно и то, что пыльцевые зерна видов секции *Molium* так же отнесены Траубом к *Amerallium*, они характеризуются типом пыльцы II, часто совмещающимся с типом I (см. табл. 3,4).

М. Г. Попов (1963) выдвигает иную интересную и оригинальную идею о гетерогенном генезисе рода *Allium*. Он пишет, что этот род имеет два родства — основное, ближайшее — в Древнем Средиземье Нового Света, где произрастают 14 родов трибы *Allieae*. Другое — более далекое, но все же несомненное родство находится в Южной Африке (триба *Allioideae* — *Agapantheae*). Последнее палинологическими данными не подтверждается, так как пыльцевые зерна *Agapantheae* резко отличаются от зерен *Alliaceae*.

Мы считаем так же, как и М. Г. Попов, что род *Allium* имеет два родства, но родственные его связи другие. Первое родство — австрало-азиатское, второе — древнесредиземноморское.

Сходство строения пыльцевых зерен *Allium* s. str., относящихся к типу пыльцы III, со строением зерен представителей ксероморфного австралийского сем. *Xanthorrhoeaceae* (*Kingia* R. Br., *Acanthocarpus* Lem, *Xanthorrhoea* Smith) подтверждает это родство. Существенно и то, что основные числа хромосом *Xanthorrhoeaceae* так же как и у *Allium*, равны 7 и 8.

Большинство же видов луков средиземноморского происхождения, они имеют пыльцу типов I и II и относятся к роду *Moly* Mill. Этот род подразделяется на два подрода — североамериканский *Amerallium* и средиземноморский — *Moly*, объединяющий все остальные евроазиатские виды луков. Гибридогенез, происходивший в прошлом и продолжающийся в настоящее время, стирает границу между этими подродами. *Nectaroscordum* является самостоятельным родом, близким роду *Moly*.

Материал и методика

Основным пыльцевым материалом послужили сборы Т. А. Алиева, изучавшего и собиравшего многие годы луки Азербайджана. Территория Азербайджана является как бы сосредоточением многих видов луков; в пределах ее обитает 47 видов, т. е. больше половины луков Кавказа, где растет 72 вида. В этом сказывается влияние иранского центра распространения луков. В Азербайджане обитают и свои эндемичные виды. И. И. Карягин (1952) указывает 6 эндемичных видов для этой флоры. Но как ни обильны и разнообразны луки Азербайджана, ограничиться изучением морфологии пыльцы этой локальной флоры было бы неправильно. Для морфологических исследований пыльцы сборы Т. А. Алиева были пополнены пыльцой видов недостающих секций из коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), благодаря чему нам удалось исследовать пыльцу всех секций луков Советского Союза. Пыльца чеснока *A. sativum* L. — типового вида *Allium*, отсутствующая в коллекциях БИНа, была получена из Всесоюзного института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР). Обычно соцветия чеснока сплошь заполнены живородящими луковичками и только на самой верхушке имеют 2—3 пылящих цветка. Весь материал обрабатывался ацетолизным методом, а в некоторых случаях — методом спиртовой фиксации с последующим окрашиванием основным фуксином. Электронные микрографии производились со сканирующим микроскопом Cwyc-Skan 100/2 в лаборатории электронной сканирующей микрографии Отдела высших растений БИНа.

---

[1] *Nectaroscordum* имеет основное хромосомное число x=9 (Чешмеджиев, 1972).

Принятое нами секционное деление взято из обработки А. И. Введенского во «Флоре СССР» (1935).

Описание материала

Пыльцевые зерна однодольных растений по сравнению с пыльцой двудольных гораздо более однообразны. В классе преобладают крупные пыльцевые зерна с билатеральной симметрией, 1-бороздными апертурами, число же производных типов сравнительно небольшое, скульптура поверхности экзины также более однообразная, чем у двудольных. Все же пыльцевые зерна *Allium* выделяются целым рядом признаков. Наиболее существенные из них, позволяющие отличить пыльцу луков от других однодольных — это характер очень узкой борозды, ее расположение, очень тонкая, незаметная или почти незаметная скульптура поверхности экзины, часто видимая только лишь с электронным микроскопом, и, наконец, форма и размер пыльцевых зерен (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Группы размеров пыльцевых зерен (мкм) секций родов *Allium* и *Nectaroscordum*

Роды и секции	Мелкие (22—35)	Средние (35—39)	Крупные (40—60)
Род *Allium*			
I. *Anguinum*			+
II. *Ophioscordon*			+
III. *Rhizirideum*		+	+
IV. *Phyllodon*		+	+
V. *Cepa*		+	+
VI. *Haplostemon*	+	+	+
VII. *Allium* (*Porrum*)	+	+	+
VIII. *Molium*	+	+	+
IX. *Calloscordum*		+	
Род *Nectaroscordum*		+	

Наиболее крупные пыльцевые зерна характерны для двух первичных секций системы Введенского — *Anguinum* и *Ophioscordon*, виды которых растут в лесах, тогда как наиболее мелкие встречаются у секций *Haplostemon*, *Allium* (*Porrum*) и *Molium*.

Род *Allium* L.

Пыльцевые зерна дистально или латерально 1-бороздные, иногда концы латеральной борозды заходят на противоположную латеральную сторону, разнополярные, билатерально-симметричные, килеватые; бобовидной формы, с проксимальной стороны плоские или почти плоские, с дистальной выпуклые, часто одна из латеральных сторон более выпуклая и широкая, чем другая; в очертании с полюса асимметрично-эллиптические, с латеральной стороны плоско-выпуклые, в поперечном сечении треугольные или асимметрично-треугольные; длина полярной оси 14.2—39.2, большой экваториальный диаметр — 24.2—60.0, малый экваториальный диаметр — 17.0—39.6 мкм. Борозда узкая с волнистыми краями, расположена более или менее посередине дистальной стороны или большей частью на латеральной стороне, у пыльцевых зерен секции *Allium* (*Porrum*) заходит на противоположную латеральную сторону. Экзина двуслойная, покровная, тонкая— 0.5—3.4 мкм, неравномерно утолщенная, более толстая на проксимальной стороне, где часто достигает 2.0 мкм, более тонкая с дистальной; поверхность гладкая или часто со струйчатой или сетчатой скульптурой, видной только при СЭМ, текстура пятнистая, стерженьки, с булавовидными головками и с тонкими, ните-

видными столбиками, подстилающий слой очень тонкий, нэкзины не видно. Интина наиболее значительной толщины под бороздой и особенно под концами борозды. Цвет зерен после ацетолизной обработки светло-желтый, буроватый.

A. sativum. L. (тип рода)

(рис. 1, *2* — см. вклейку)

Пыльцевые зерна продолговато-бобовидные, асимметричные, в очертании с полюса эллиптические, слабоасимметричные, плоско-выпуклые, в поперечном сечении асимметрично-треугольные; полярная ось 14.4, большой экваториальный диаметр — (25.2)28.8—32.4, малый экваториальный диаметр — 18.0—19.4 мкм. Борозда узкая— (0.8)—2.0 мкм, щелевидная, длинная, расположена на латеральной стороне, концы ее переходят на противоположную латеральную сторону, образуя разорванное кольцо; концы борозды расширенные, длина их на противоположной стороне 5.1—7.2 (8.5) мкм. Экзина на дистальной стороне тонкая — 1.5, на проксимальной — 1.7—(2.0) мкм; текстурный узор экзины отчетливый, округло-пятнистый, более или менее равномерно покрывающий все зерно, несколько более заметный на проксимальной стороне. Цвет зерен светлый, желтовато-буроватый.

Исследованные образцы. Грузинская ССР. 1960. Доронина (из кол. ВИРа).

Эколого-географическая характеристика. Культурные растения, луковичные, травянистые многолетники, разводятся в европейской части СССР, на Кавказе и на Дальнем Востоке.

Примечание. Вид относится к секции *Allium* (*Porrum*) пыльцевые зерна принадлежат к типу III. Имеется довольно значительный процент измятых и деформированных пыльцевых зерен (до 35%). Пыльцы в пыльниках много.

Один из методов исследования морфологии пыльцы — установление типов пыльцевых зерен. Пыльцевые зерна *Allium* можно подразделить на три типа.

I тип — Amerallium

Пыльцевые зерна с бороздой, расположенной посередине дистальной стороны. К этому типу относятся пыльцевые зерна видов из различных секций — *Anguinum*, *Ophioscordon*, *Calloscordum*, рода *Nectaroscordum* и некоторые виды секции *Molium*. Нахождение типа I пыльцевых зерен является показателем более низкого эволюционного уровня.

II тип — Moly

Пыльцевые зерна с бороздой, смещенной на латеральную сторону, концы борозды не заходят на противоположную сторону. Сюда относятся пыльцевые зерна из секций *Rhizirideum*, *Phyllodon*, *Haplostemon* и *Molium*. Пыльцевые зерна секции *Cepa* имеют смешанный характер. Нами были изучена пыльца *Allium cepa*, сорт Говсан; она носила черты типа I и изредка в препаратах попадались пыльцевые зерна типа II. С пыльцой типа II имеют некоторое сходство в очертании пыльцевые зерна *Nectaroscordum*, отнесенного нами по расположению борозды к типу I.

III тип — Allium (Porrum)

Пыльцевые зерна с бороздой, смещенной на латеральную сторону, концы борозды, огибая зерно, заходят на противоположную сторону; длина концов — 3.5—15.0 мкм. На концах часто имеются расширения, под которыми образуются утолщения интины. Характерным признаком пыльцы типа III является наличие заметной в СМ текстуры. К этому типу относятся пыльцевые зерна только секции *Allium* (*Porrum*).

Подразделение пыльцы луков на два типа было предпринято еще Бойгом (Beug, 1963), описавшим Allium vineale-type, к которому он отнес 6 видов секции *Allium* (*Porrum*). Остальные зерна 19 изученных им видов из различных секций рода были им присоединены к сборной группе, в которую отнесены самые разные однобороздные зерна родов лилейных — *Convallaria*, *Polygonatum*, *Ruscus*, *Tulipa*, *Asparagus* — и некоторых других. Характерные для луков смещение борозды на одну из латеральных сторон и захождение ее на другую отмечал еще до Бойга Пла Дальмау (Pla Dalmau, 1961).

В табл. 3 изображены три морфологические типа пыльцевых зерен луков; I тип — наиболее древний, II—III — производные (I типу, по-видимому, соответствует основное хромосомное число 7, а II и III — 8). Распределение типов пыльцы в роде *Allium* видно из табл. 4.

ТАБЛИЦА 3

Типы пыльцевых зерен родов *Allium* и *Nectaroscordum*

Тип пыльцового зерна	Латеральная сторона	Дистальная сторона	Фронтальная сторона
I Amerallium			
II Moly			
III Allium (Porrum)			

В заключение можно сделать следующие выводы:

1. Своеобразие пыльцевых зерен *Allium* свидетельствует в пользу обособления этого рода и некоторых близких ему родов в особое сем. *Alliaceae*.

2. Пыльцевые зерна *Allium* значительно отличаются как от зерен *Liliaceae*, так и от зерен *Amaryllidaceae* (табл. 1).

3. Пыльцевые зерна *Allium* разбиваются на три морфологические типа: I тип — Amerallium — обладает центральной дистальной бороздой. Сюда относятся секции *Anguinum*, *Ophioscordon*, *Calloscordum*, некоторые представители секции *Molium* и род *Nectaroscordum*. II тип — Moly — имеет борозду, смещенную на латеральную сторону, с концами, не заходящими на противоположную сторону пыльцевого зерна. К этому типу относятся секции *Rhizirideum*, *Phyllodon*, *Cepa*, *Haplostemon* и *Molium*. III тип — Allium (Porrum) — снабжен полукольцевой латеральной бороздой, переходящей с одной латеральной стороны на противоположную, концы борозды расширены. Этот тип свойствен всем видам секции *Allium* (*Porrum*), в том числе и типовому виду — *A. sativum*.

4. Полукольцевой тип борозды, сходный с III типом пыльцы *Allium*, имеется у пыльцевых зерен некоторых представителей австралийского сем. *Xanthorrhoeaceae* (роды *Kingia*, *Acanthocarpus*, *Xanthorrhoea*), ранее относимого к сем. *Liliaceae*.

5. I и II типы пыльцы встречаются в пределах одной секции или даже одного вида, тогда как III тип никогда не совмещается с другими типами. По-видимому, наличие I типа также служит показателем более древнего

ТАБЛИЦА 4

Признаки пыльцевых зерен видов *Allium* и *Nectaroscordum* (рис. 1—4, см вклейку)

Род, секция, вид	Большой экваториальный диаметр, мкм	Малый экваториальный диаметр, мкм	Полярная ось, мкм	Толщина экзины на проксимальной стороне, мкм	Текстурный узор, СМ и СЭМ	Ширина борозды, мкм	Тип пыльцы	Процент деформации	Исследованные образцы
Р о д *Allium* L.									
I. *Anguinum* G. Don *A. victorialis* L.	40.0—44.6 (49.1)	21.4—25.1 (37.4)	18.0 (21.3)—24.2 (28.6)	1.3—2.3	СМ, отсутствует	1.1—2.6	I	5	АзССР, Кубинский р-н, 1975, Алиев
II. *Ophioscordon* (Wallr.) Vved. *A. ursinum* L.	38.4—43.5 (45.1)	(20.1) 21.0—27.8	(19.2) 21.0—26.0 (28.8)	1.5—2.0	» »	0.6—1.5	I	17	АзССР, между Гахским и Закаталинским районами, 1973, Алиев
III. *Rhizirideum* G. Don *A. szovitsii* Rgl.	(35.4) 42.0—46.5 (52.8)	23.8—28.4	(18.2) 22.6—32.1 (34.2)	1.5—2.3	» »	0.1—2.2	II	25	АзССР, Каратах, с. Кырх-Кызюрды, 1973, Алиев
A. albidum Fisch.	(30.2) 34.0—37.7 (39.8)	18.8—21.9 (22.8)	(19.0) 20.0—30.0 (34.0)	1.2—2.0	» »	(0.6) 1.6—2.8	II	35 55	АзССР, Дашкесанский р-н, с. Загалы, 1974, Алиев
A. saxatile Bieb.	35.0—39.4	(17.0) 18.2—21.3 (24.0)	17.2—24.2	(1.2) 1.5—1.9 (2.3)	СМ — зернистая, СЭМ — струйчатая	(1.2) 1.5—1.9 (2.3)	II	14	АзССР, Кубинский р-н, 1975, Алиев
A. angulosum L.	28.8—32.4	18.0	(14.4)—16.1	(1.2) 1.5	СЭМ, тонкозернистая	1.7	II	15	Башкирская АССР, 1929, Кучеровская, Невский
A. rubens Schrad.	28.8—32.4	18.0	18.2	1.5	СМ, отсутствует	1.7	II	7	Средний Урал, 1939, Игошина
A. schoenoprasum L.	(31.4)	19.6—22.3 (25.2)	18.9—29.9	1.4—2.1	СМ, зернистая	1.0—1.6	II	13	АзССР, Кубинский р-н, 1975, Алиев
IV. *Phyllodon* (Salisb.) Prokh. *A. altaicum* Pall.	36.2—41.2	20.8—24.9	18.0—22.3 (24.0)	1.2—1.7	СМ, мелкоточечная	1.5—2.1	II	25	Байкал, о. Ольхон, 1960, Пешкова, Лысенко
A. fistulosum L.	39.4—44.6	20.8—26.1	19.4—24.0 (27.0)	1.4—1.9	» »	0.8—1.6	I	19	Алтай, на р. Горыш, Бунге
V. *Cepa* Prokh. *A. cepa* L.	34.0—38.1	(19.2) 20.4—23.9	18.0—26.8 (31.6)	(0.8) 1.4—2.2	СМ, отсутствует СЭМ, бугорчато-струйчатая	1.1—2.0	I	16	АзССР, Баку, 1976, Алиев
VI. *Haplostemon* Boiss. *A. karsianum* Fomin	33.6—47.3 (48.6)	(23.0) 24.3—28.6 (30.5)	(22.8) 23.6—28.0	1.1—1.9	СМ, отсутствует	(0.4) 1.6—2.8	II	8	АзССР, Щекинский р-н, 1974, Алиев

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Род, секция, вид	Большой экваториальный диаметр, мкм	Малый экваториальный диаметр, мкм	Полярная ось, мкм	Толщина экзины на проксимальной стороне, мкм	Текстурный узор, СМ и СЭМ	Ширина борозды, мкм	Тип пыльцы	Процент деформации	Исследованные образцы
A. pulchellum G. Don	(39.0) 43.3—46.7	24.0—30.0	(18.2) 23.5—30.7 (32.1)	1.4—2.1	СМ, отсутствует	(0.2) 1.2—2.0	II	8	Нахичевань, окр. с. Азнабюрт, 1974, Алиев
A. stamineum Boiss.	(33.7) 36.1—40.0	(18.4) 20.4—23.2	(17.7) 19.8—28.8 (32.7)	1.3—2.2	СМ, отсутствует	(0.9) 1.2—1.9	II III	10 16	Нахичевань, Норашенский р-н, окр. Азнабюрт, 1974, Алиев
A. pseudoflavum Vved.	(39.2)—51.6 (53.0)	(18.4) 20.1—29.0	(21.3) 26.1—30.9 (32.8)	1.2—2.8 (3.4)	СМ, отсутствует	(0.8) 1.1—1.8 (2.9)	II	16	АзССР, Шемахинский р-н, с. Пирадаки, 1973, Алиев
A. syntamanthum C. Koch	28.8—34.8	(17.7) 19.2—21.3 (24.0)	18.2—31.44	1.1—2.1	СМ, зернистая, переходящая в округлоячеистую	1.7—2.0	II	5	Нахичевань, Шахбузский р-н, с. Келян, 1974, Алиев
A. rubellum Bieb. (белый)	(29.2) 31.1—34.8	(18.9)—23.2	17.5—26.4 (28.8)	1.2—2.0	СМ, отсутствует	1.1—2.0	II	12	Апшерон, окр. с. Байыл, 1976, Алиев
A. rubellum Bieb. (красный)	30.2—34.5 (36.2)	17.0—22.3	17.0—21.3 (27.1)	1.6—2.0	СМ, отсутствует, СЭМ, отсутствует	1.2—1.8	II	28 40	То же
A. lencoranicum Miscz.	33.6—38.6	20.6—24.9	19.2—25.9	1.5—2.2	СМ, мелкозернистая неясно-струйчатая	0.6—1.9	II	13	АзССР, Ярдымлинский р-н, окр. с. Осначеран, 1973, Алиев
A. kunthianum Vved.	32.4—46.3 (49.2)	21.1—26.1 (29.2)	24.0—31.2	1.2—1.9	СМ, зернистая	0.7—1.5	II	9	АзССР, Дашкесанский р-н, окр. с. Загалы, 1974, Алиев
VII. *Allium* (*Porrum*) G. Don	36.7—46.9	22.4—28.8	(18.4)—31.2 (33.7)	1.4—2.8	СМ, мелкозернистая, округло-ячеистая	0.1—1.4 (1.6)	III	18	АзССР, Кубинский р-н, 1975, Алиев
A. rotundum L.									
A. affine Ledeb.	(26.5) 32.0—34.7	19.0—25.4	17.9—23.8 (28.1)	1.2—2.2	СМ, мелкозернистая, СЭМ, струйчатая	1.2—1.7 (2.8)	III	10 12	АзССР, Лерикский р-н, окр. с. Орант, 1973, Алиев
A. atroviolaceum Boiss.	(32.2) 34.8—43.9	21.1—28.0	21.6—26.8 (33.6)	1.2—2.3	СМ, мелкозернистая, СЭМ, бугорчато-ямчатая	0.9—1.7 (3.5)	III	6	АзССР, Апшерон, с. Пиршаги, 1976, Алиев
A. atroviolaceum var. *firmotunicatum* Fomin	(24.4) 29.6—40.8 (42.8)	19.6—25.7	17.2—26.3 (33.2)	1.2—2.4	СМ, мелкозернистая	0.9—2.2	III	25 40	АзССР, между Закатальским и Балаканским районами, 1973, Алиев

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Род, секция, вид	Большой экваториальный диаметр, мкм	Малый экваториальный диаметр, мкм	Полярная ось, мкм	Толщина экзины на проксимальной стороне, мкм	Текстурный узор, СМ и СЭМ	Ширина борозды, мкм	Тип пыльцы	Процент деформации	Исследованные образцы
A. talyschense Miscz.	29.6—34.7 (36.0)	(19.5) 21.8—25.7 (29.7)	19.6—25.4	(1.6) 2.2—3.8 (4.8)	СМ, отсутствует	1.1—2.3	III	пыльцы мало	АзССР, Лерикский р-н, окр. с. Орант, 1973, Алиев
A. viride Grossh.	(28.8) 31.3—33.7 (36.1)	(17.8)—19.4	16.9—19.8	1.1—1.9	СМ, отсутствует	1.4—2.5 (3.3)	III	9	Нахичевань, окр. с. Сираб, 1974, Алиев
A. waldsteinii G. Don	(34.2) 41.4—(43.3)	(34.7) (19.3) 27.3 (33.1)	(16.0) 18.4—32.0 (34.4)	1.4—2.3	СМ, мелкоокругло-ячеистая	1.1—2.5 (3.3)	III	10	АзССР, Кубинский р-н, 1975, Алиев
A. vineale L.	(33.8) 38.1—39.4 (49.4)	(19.4) 24.4—26.6	19.2—22.5 (31.2)	1.4—3.0	СМ, зернистая	0.9—2.0	III	9	АзССР, Шемахинский р-н, с. Пиргули, 1974, Алиев
A. pseudocampeloprasum Miscz.	34.3—37.2	(18.4) 21.6—22.0	20.4—22.0	1.5—2.3	СМ, зернистая	0.6—1.9	III	5	Нахичевань, окр. с. Бичанах, 1974, Алиев
A. sativum L.	(25.2) 28.8—32.4	18.0—19.4	14.4	1.7 (2.0)	СМ, мелко округло-сетчатая	(0.8)—2.0	III	35	ГССР, 1960, Доронина
VIII. *Molium* G. Don *A. paradoxum* (Bieb.) G. Don	28.8—39.6 (43.5)	23.2—26.2 (30.1)	(18.2) 20.9 (37.9)	1.3—2.0	СМ, мелкозернистая	1.2—2.8	II	3	АзССР, Девечинский р-н, Шерик-кала, 1975, Алиев
A. cardiostemon Fisch. et C. A. Mey.	(30.8) 32.0—37.9	17.7—21.1	(13.2) 15.5—25.2 (28.8)	1.1—2.0	СМ, отсутствует	1.2—1.7 (2.4)	II	30	Нахичевань, Шахбузский р-н, окр. с. Бачанах, 1974, Алиев
A. akaka S. G. Gmel.	(36.7) 38.4—47.0	19.2—24.7	18.4—22.8	1.3—2.2	» »	1.0—1.6	II	15	Нахичевань, Соляные промыслы, 1974, Алиев
A. materculae Bordz.	38.4—48.1 (51.6)	19.4—24.0 (26.6)	(17.0) 19.2—24.0 (36.0)	1.4—2.3	СМ, зернистоструйчатая	1.2—1.6	I, II	7	Нахичевань, Соляные промыслы, 1974, Алиев
A. oreophilum C. A. Mey.	36.7—39.9 (41.2)	18.7—21.3	16.1—19.2 (25.2)	1.5—1.8	СМ, мелкозернистая	0.9—1.4	II, I	7	АзССР, Кубинский р-н, окр. с. Кров, 1975, Алиев
IX. *Calloscordum* (Herb.) Baker *A. nerinifolium* Baker	(31.2)	18.2—24.0	19.2—26.1	1.3—2.0	СМ, мелконеясно точечная, струйчатая	0.9—1.9	II, I	10	Читинская обл., Оловянский р-н, р. Одона, 1951, Сергиевская и Львов
Род *Nectaroscordum* Lindl. *N. tripedale* (Trautv.) Grissh.	34.0—41.7	(16.1) 19.9—25.4	15.2—22.5	1.4—1.9	СМ, мелкоокругло-ячеистая	0.9—1.6	I	7	АрмССР, Арташатский р-н, *гора Арагац, Ахырдов, Мирзоева*

эволюционного уровня, тогда как II и III характеризуют разные генетические группы.

6. Деление рода на многие подроды нам представляется неправильным, так же как и подразделение его на многочисленные секции.

7. Секционное деление не находит заметного проявления в структуре пыльцы при изучении ее со световым микроскопом.

8. Палинологические данные свидетельствуют о том, что род *Allium* s. lat. разбивается на два рода (*Allium* s. str. и *Moly*), имеющие различные генетические связи.

9. Наличие у видов *Allium* гибридизации, апомиксиса и вегетативного размножения отразилось на структуре пыльцы. У очень многих видов процент деформированных пыльцевых зерен довольно значительный, иногда достигает 55%.

ЛИТЕРАТУРА

Введенский А. И. **1935.** Род *Allium* L. В кн.: Флора СССР, IV. 141—280. — **1941.** Род *Allium* L. В кн.: Флора Узбекистана, I. 431—466. — **1963.** Род *Allium* L. В кн.: Флора Таджикской ССР, II. М.—Л., 292—361.

Егорова Т. В. **1977.** *Allium* L. В кн.: Растения Центральной Азии, 7, Л.

Камелин Р. В. **1973.** Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. 245—250.

Карягин И. И. **1952.** Род *Allium* L. В кн.: Флора Азербайджана, II. Баку. 132—162.

Куприянова Л. А. **1954.** Палинологические данные к филогении класса однодольных растений. ДАН СССР, 48, 2. 277—280.

Попов М. Г. **1963.** Основы флорогенетики. 122—123.

Тахтаджян А. Л. **1966.** Система и филогения цветковых растений. — **1970.** Происхождение и расселение цветковых растений.

Хохлов С. С. 1967. Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений. В кн.: Успехи современной генетики. I. М. 65.

Чешмеджиев И. В. **1972.** Цитотаксономическое исследование видов родов *Allium* L. и *Nectaroscordum* Lindl. флоры Болгарии.

Чупов В. С., Н. Г. Кутявина. **1978.** Сравнительное иммуноэлектрофоретическое исследование белков семян лилейных. Бот. ж., 63, 4.

Agardh J. G. 1858. Theoria Syst. Pl. Fam. Phan. : 32.

Beug H. I. **1963.** Leitfaden der Pollenbestimmung. Lieferung, 1 : 54—55, 57, 58.

Chanda S., K. Ghosh. **1976.** Pollen morphology and its evolutionary significance in *Xanthorrhoeaceae*. The evolutionary significance of exine (Linnean Society Symposium, Series 1) : 527—559.

Cronquist A. 1968. The evolution and classification of flowering plants. Boston.

Engler A. 1888. *Liliaceae*. In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2, 5 : 55—57.

Heusser C. J. **1971.** Pollen and Spores of Chile. Tucson. Arizona : 14—15.

Hutchinson I. **1944.** The families of flowering plants. II. Monocotyledons. London.

Krause K. **1930.** *Liliaceae*. In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 15a, 2 : 312.

Lotsy I. P. **1911.** Vorträge über botanische Stammesgeschite. B. 3, Teil 1. Cormophyta siphonogamia. Jena : 732—734.

Melchior H. **1964.** Reihe Liliiflorae. In: A. Engler's Syllabus. Der Pflanzenfamilien. Bd. II : 521.

Muñoz C. **1959.** Sinopsis de la Fl. Chileana. 240 p. (In: Recent advances in botany, 1 : 940—941).

Pla Dalmau I. M. **1961.** Polen. Gerona : 183—184.

Thorne R. F. 1968. Synopsis of a putatively phylogenetic classification of the flowering plants. Aliso. 6, 4 : 57—66.

Traub P. H. 1968. The subgenera, sections and subsections of *Allium* L. Plant Life, 24 : 147—163.

Wendelbo P. 1968. Some new species of *Allium* (*Liliaceae*) from Afghanistan. Studies in the flora of Afghanistan 9. Bot. Notiser, 121 : 296—277. — **1969.** New Subgenera, sections and species of *Allium*. Bot. Notiser, 122, 1 : 24—37.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 IV 1979.

SUMMARY

Peculiarities of *Allium* pollen grains favour the isolation of this genus and some genera related to it into a distinct family — *Alliaceae*.

Allium pollen grains differ substantionally from that of *Liliaceae* and *Amaryllidaceae* (Table I).

Allium pollen grains fell into three morphological types, namely: I type — Amerallium, II type — Moly, III type — Allium (section *Porrum*).

Semiannular type of sulcus, similar to III type of *Allium* (section *Porrum*) is occurring in some genera of the Australian family *Xanthorrhoeaceae* (genera *Kingia*, *Acanthocarpus*, *Xanthorrhoea*).

Palynological data evidence that the genus *Allium* s. l. can be split into two genera (*Allium* L. s. str. and *Moly* Mill.) with different genetic links — Australo-Asiatic and ancient Mediterranean.

УДК 582.26 : 581.526.3

Г. С. Антипина

ВЛИЯНИЕ ОСУШЕНИЯ НА АЛЬГОФЛОРУ МЕЗОТРОФНЫХ БОЛОТ

G. S. ANTIPINA. EFFECT OF DRAINAGE ON ALGOFLORA OF MESOTROPHIC BOGS

Исследована альгофлора естественных и осушенных мезотрофных болот. На неосушенном болоте водоросли развиваются слабо, их видовой состав ограничен зелеными и диатомовыми водорослями. При осушении болот в почве формируется новое сообщество эдафофильных водорослей. Водоросли развиваются главным образом в верхнем сантиметровом слое осушенной торфяной почвы, где численность их может достигать 525.1 тыс., а биомасса — 0.14 мг в 1 г абсолютно сухой почвы. Видовой состав водорослей и состав доминантов в осушенных торфяных почвах определяются почвенными и фитоценотическими условиями. В бедной и кислой почвах доминируют зеленые водоросли порядков *Chlorococcales* и *Ulotrichales*. В более плодородной почве при сильном развитии травянистых растений доминируют синезеленые водоросли пор. *Oscillatoriales* и желтозеленые нитчатки. В осушенных торфяных почвах водоросли могут быть индикаторами направленности почвообразовательного процесса.

Широкое развитие осушительной мелиорации в нашей стране требует глубокого изучения процессов, протекающих в торфяных почвах. Известно, что осушение болот и заболоченных земель улучшает водный и газовый режим почвы, создает более благоприятные условия для деятельности почвенных микроорганизмов и разложения растительных остатков (Пьявченко, 1963).

Почвенные водоросли являются естественной и постоянной частью микрофлоры почв. В почвах Нечерноземной зоны, имеющих относительно низкую биологическую активность, им принадлежит определенная роль в интенсификации почвенных процессов и закреплении минеральных веществ в состоянии, доступном для питания растений (Голлербах, Штина, 1969; Штина, 1977).

Водоросли рассматриваются как удобные биоиндикаторы при оценке состояния почвы (Штина, Голлербах, 1976б). Можно предположить, что они являются также индикаторами процессов, протекающих в торфяных почвах при осушении и последующем сельскохозяйственном и лесохозяйственном освоении осушенных болотных массивов.

Водная альгофлора естественных неосушенных болот изучалась многими исследователями. Установлено, что основными факторами, определяющими развитие водорослей в естественных болотах, являются степень обводненности, химизм воды, световой, температурный, газовый режимы, особенности сообществ высших растений (Зауер, 1950; Паламарь, 1953).

Альгофлора торфяных почв изучена слабее по сравнению с альгофлорой других почв или болотных водоемов. Мнения о видовом разнообразии водорослей в этих почвах часто расходятся. Это объясняется большими различиями между теми почвами, на которых проводились исследования (Мейер, 1937; Ваулина, 1958; Матвиенко, 1958; Штина, 1959; Куликова, 1965; Бусыгина, 1976, и др.).

О влиянии осушения на альгофлору болот известно немного. Установлено, что в осушенной низинной торфяной почве формируется сооб-

щество эдафофильных водорослей; генетические связи между группировками водорослей естественной неосушенной и осушенной почв не обнаружены (Куликова, 1965). Дренирование заболоченных дерново-карбонатных почв улучшало условия существования почвенных водорослей, обусловливая более разнообразный состав альгофлоры (Поцене, 1977).

Целью данной работы было сравнительное изучение водорослей неосушенных и осушенных торфяных почв. Исследование выполнено в 1975—1978 гг. на Киндасовском лесо-болотном стационаре Института леса Карельского филиала АН СССР, расположенном в Южной Карелии, в подзоне средней тайги. Объектами исследования были неосушенное болото Неназванное и осушенные в 1969 г. болота Близкое и Сяпсинское. Эти болота относятся к наиболее распространенному в Карелии мезотрофному типу болот (Пятецкий, Медведева, 1967).

На болоте Неназванном и в осушительных канавах болота Сяпсинского видовой состав водорослей изучали в пробах воды, в обрастаниях с подводных частей растений, в выжимках из сфагнового покрова. Изучение состава водорослей в торфе и торфяной почве проводили методом почвенных и водных культур. Из испытанных нами питательных сред лучшими оказались среды Лефевра, Громова № 6 и Веттштейна с торфяным отваром из исследуемой почвы. Образцы свежей почвы просматривались под микроскопом для выявления доминирующих видов.

Основной особенностью торфяных почв является преобладание в них растительных остатков различной степени разложения (Пьявченко, Козловская, 1974). Низкая степень разложения торфа на болоте Сяпсинском заставила нас несколько изменить существующую методику количественного учета почвенных водорослей, приспособить ее именно к такому субстрату. Определение численности водорослей в почве проводили методом прямого счета с использованием люминесцентной микроскопии. Отбор смешанного образца и счет водорослей осуществляли по методике К. А. Некрасовой и Е. А. Бусыгиной (1977). Однако оказалось, что при подсушивании почвы, как это требует методика, часть клеток водорослей гибнет, и при последующем счете в воздушно-сухой почве не выявляется от 20 до 75% того количества клеток, которое было в почве при ее естественной влажности. Например, при высушивании почти полностью выпадают виды *Gloeocapsa*, *Euglena*, *Cylindrocystis*. Чтобы избежать этого, количественный учет водорослей проводили в образцах свежей почвы при их естественной влажности, без подсушивания. Для размельчения и перемешивания образец почвы размалывали на лабораторной электрической мельнице. Необходимость этой операции связана с трудностью приготовления гомогенной почвенной суспензии каким-либо другим способом из-за низкой степени разложения торфа. Просчитывали 3—5 навесок почвы по 1 г; полученные данные переводили на абсолютно сухой вес.

На естественном неосушенном болоте Неназванном образцы были взяты из двух мезотрофных сообществ, отличающихся по растительному покрову. Характеристика сообществ приводится по материалам лаборатории болотоведения Института биологии КФ АН СССР. В осоково-сфагновом сообществе с редкой сосной сфагновый покров образован *Sphagnum magellanicum* и *S. angustifolium*, торфяная залежь в верхнем слое сложена осоковым и осоково-сфагновым переходным торфом, pH водный 5.0. Второе сообщество — сфагново-шейхцериевая топь, моховой покров здесь образован *Sphagnum papillosum*, торфяная залежь сложена осоковым и осоково-сфагновым переходным торфом, pH водный 4.6.

На первом участке водоросли развиваются слабо. В пробах воды из микропонижений часто встречается только один вид — *Pinnularia dactylus*, единично отмечены *Nostoc microscopicum* и *Closterium striolatum*. В водных культурах из торфяной почвы развиваются зеленые водоросли — *Coccomyxa solorinae*, *Chlorococcum* sp., *Microthamnion kuetzingianum*, *Chlamydomonas globosa* и др. виды (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Водоросли мезотрофных болот Киндасовского лесо-болотного стационара

Водоросли	Неназванное			Сяпсинское			Близкое
	вода в мочажинах и топи	сфагновый покров	участки обнаженного торфа	осушительные канавы	слабоосушенная почва	осушенная почва	осушенная почва
Cyanophyta							
Gloeocapsa minuta (Kütz.) Hollerb.				+	+	+	+
G. turgida (Kütz.) Hollerb.			+				
Merismopedia glauca (Ehr.) Näg.					+		
M. punctata Meyen			+				
Synechocystis sallensis Skuja			+				
Nostoc microscopicum Carm.	+						
N. punctiforme (Kütz.) Hariot							+
Stigonema ocellatum (Dillv.) Thur. sensu lat. Elenk.			+				
Lyngbya aerugineo-coerulea (Kütz.) Gom.							+
Oscillatoria formosa Bory							+
O. granulata Gardner							+
Phormidium autumnale (Ag.) Gom.							+
Ph. uncinatum (Ag.) Gom.							+
Plectonema gracillima (Zopf) Hansg.							+
P. nostocorum Born.							+
Pseudanabaena catenata Lauterb.						+	+
P. galeata Böcher							
Chlorophyta							
Carteria klebsii (Dang.) Francé					+	+	
Chlamydomonas atactogama Korsch.					+	+	+
Ch. elliptica Korsch.					+	+	+
Ch. globosa Snow		+			+	+	
Ch. mucosa (Korsch.) Pasch.						+	
Ch. oblonga Anach.				+		+	
Ch. reinhardii Dang.							+
Ch. snowiae Printz				+		+	
Actinochloris sphaerica Korsch.						+	+
Bracteacoccus minor (Chod.) Petrova						+	
Chlorella minutissima Fott et Novácová					+	+	
Ch. vulgaris Beijer.						+	+
Chlorochytrium paradoxum (Klebs) G. S. West						+	
Chlorococcum sp.		+			+	+	+
Dictyococcus irregularis Boye-Peters.					+	+	
Keratococcus bicaudatus (A. Br.) Boye-Peters.					+	+	
Macrochloris dissecta Korsch.						+	
Characium acuminatum A. Br.		+				+	
Chlorosarcina minor Gerneck						+	
Coccomyxa solorinae Chod.		+			+	+	+
Chlorhormidium flaccidum (Kütz.) Fott var. *flaccidum*					+	+	+
Ch. flaccidum (Kütz.) Fott var. *nitens* Menegh. emend Klebs					+	+	+
Gloeotila protogenita Kütz.						+	+
Microthamnion kuetzingianum Näg.		+			+	+	+
Stichococcus bacillaris Näg. sens. str.		+					+
S. minor Näg.		+				+	+
Oedogonuim st. st.			+				
Cylindrocystis brebissonii Menegh. f. *brebissonii*					+	+	
C. brebissonii Menegh. f. *minor* (W. et G. S. West.) Kossinsk.				+		+	
C. crassa De Bary					+	+	+
Mesotaenium macrococcum (Kütz.) Roy et Biss.						+	
Bambusina brebissonii Kütz.				+			

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Водоросли	Неназванное			Сяпсинское			Близкое
	вода в мочажинах и топи	сфагновый покров	участки обнаженного торфа	осушительные канавы	слабоосушенная почва	осушенная почва	осушенная почва
Closterium cornu Ehr.			+				
C. striolatum Ehr.	+	+		+			
Cosmarium obtusatum Schmidle				+			
C. subcucumis Schmidle							+
Euastrum binale (Turp.) Ehr. f. *sectum* Turn.				+			
Tetmemorus brebissonii (Menegh.) Ralfs f. *minor* (De Bary) Kossinsk.			+				
T. laevis (Kütz.) Ralfs			+				
Xanthophyta							
Monodus chodatii Pasch.					+		
Pleurochloris anomala James						+	
P. lobata Pasch.						+	
P. magna Boye-Peters.						+	+
Pleurogaster lunaris Pasch.						+	
Heterothrix bristoliana Pasch.							+
H. exilis (Klebs) Pasch.							+
H. monochloron Ettl					+		+
H. quadrata Pasch.				+			
Euglenophyta							
Euglena mutabilis Schmitz				+	+	+	+
E. viridis Ehr.						+	
Chrysophyta							
Synochromonas pallida Korsch.				+			
Bacillariophyta							
Eunotia bigibba Kütz.							+
E. exigua (Bréb.) Rabenh.		+		+	+	+	+
E. lapponica Grun.					+		
E. lunaris (Ehr.) Grun. var. *lunaris*		+		+	+	+	+
E. lunaris (Ehr.) Grun. var. *capitata* Grun.		+		+	+		+
E. polyglyphis Grun.							+
E. praerupta Ehr.							+
E. septentrionalis Ost.							+
E. tenella (Grun.) Hust.				+			
Frustulia rhomboides (Ehr.) D. T. var. *saxonica* (Rabenh.) D. T.			+	+	+	+	+
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun. var. *amphioxys*							+
H. amphioxys (Ehr.) Grun. var. *subsalsa* Wisl. et Poretzky							+
Navicula radiosa Kütz.	+			+	+		
N. subtilissima Cl.				+	+		
Neidium bisulcatum (Lagerst.) Cl.				+	+		
Pinnularia borealis Ehr.				+			+
P. gibba Ehr.							+
P. dactylus Ehr.	+						+
P. interrupta W. Sm.				+			
P. legumen Ehr.					+		
P. mesolepta (Ehr.) W. Sm.							+
P. major (Kütz.) Cl.							+
P. subcapitata Greg. var. *subcapitata*							+
P. subcapitata Greg. var. *hilseana* (Janisch) O. Müll.		+		+	+	+	+
P. stauroptera Grun.							+
P. viridis (Nitzsch) Ehr.				+			
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz.				+			

Более сильное развитие водорослей отмечено во втором сообществе в сфагново-шейхцериевой топи. В культурах торфа и сфагнового покрова развивается 10 видов и форм водорослей: 6 видов зеленых — *Chlamydomonas globosa*, *Chlorococcum*, sp., *Characium acuminatum*, *Coccomyxa solorinae*, *Stichococcus bacillaris*, *Microthamnion kuetzingianum* и 4 вида диатомовых — *Eunotia exigua*, *E. lunaris* var. *lunaris*, *E. lunaris* var. *capitata*, *Pinnularia subcapitata* var. *hilseana*. Это, вероятно, связано с тем, что участок граничит с мезоевтрофной хвощово-вахтовой топью и в какой-то мере испытывает ее влияние. Здесь же отмечено сильное развитие водорослей на поверхности обнаженного торфа, лишенного живого сфагнового покрова. Такие ценозы водорослей, по классификации М. М. Голлербаха и Э. А. Штиной (1969), относятся к водно-наземным. Наиболее массовым видом в зеленом налете на торфе является *Tetmemorus brebissonii* f. *minor*. Обильно развиваются и другие десмидиевые (*Tetmemorus laevis*, *Closterium cornu*) и синезеленые (*Stigonema ocellatum*, *Gloeocapsa turgida*) водоросли. Факты массового развития водорослей на поверхности обнаженного торфа приводят некоторые авторы (Воронихин, 1950; Grzelewska, 1974; Hosiaisluoma, 1975). В этих случаях водоросли являются первыми растительными организмами, осваивающими такие участки.

Таким образом, на мезотрофных участках неосушенного болота водоросли развиваются слабо, образуя сообщества гидрофильного характера. Они представлены в основном зелеными и диатомовыми, количество их видов невелико (табл. 1). Одной из возможных причин слабого развития водорослей на неосушенном мезотрофном болоте является особенность фитоценозов, в которых эдификаторами являются сфагновые мхи. Согласно Л. Я. Смоляницкому (1967), сфагновые мхи оказывают биохимическое действие на другие компоненты биоценоза, которое проявляется через внеклеточную ферментативную деятельность, подкисляющие свойства и антибиотическую способность. Бактериостатическое и бактерицидное действия сфагновых мхов обусловлены выделяемыми ими фенольными соединениями.

Можно предположить, что именно неблагоприятное для водорослей биохимическое воздействие сфагновых мхов определяет их слабый рост в растительных сообществах с сильным развитием сфагнового покрова. Несомненно, что вопрос о возможных альгицидных свойствах сфагновых мхов требует изучения в лабораторных и природных условиях.

Влияние осушения на альгофлору болот исследовали на примере мезотрофного болота Сяпсинского. Видовой состав водорослей изучали в осушительных канавах, на осушенном болотном массиве и на слабоосушенном участке — окраине массива.

Торфяная залежь болота (0.5—0.8 м) сложена осоковым и осоково-сфагновым переходным торфом с низкой степенью разложения (в верхних горизонтах 5—10%). Торфяная почва характеризуется низкой зольностью (3.8—4.3%), высокой кислотностью (pH_{KCl} 3.5), недостатком подвижных форм азота и фосфора (Ионин и др., 1977).

Хотя окраина болотного массива в какой-то мере испытывает влияние осушения, вода стоит здесь на поверхности, а торф сильно переувлажнен. Растительный покров представлен кустарничково-пушицево-сфагновым сообществом, моховой покров образован *Sphagnum magellanicum* и *S. angustifolium*.

Выжимки из мхов и пробы воды на слабоосушенном участке бедны водорослями. При прямом просмотре в них обнаруживаются сфагнофильные и гидрофильные диатомовые и зеленые водоросли, которые, согласно Л. М. Зауеру (1950), могут обитать на сфагновых мхах как эпифиты. Использование культурального метода позволило значительно дополнить список видов. В почвенных культурах выявляются водоросли, поселяющиеся на растительных остатках и не попадающие в выжимки из почвы и сфагновых мхов. Это, например, *Euglena mutabilis*, *Microthamnion kuetzingianum*. С. С. Горшкова (1971) также отмечает разнообразие водо-

рослей на разложившихся остатках болотных растений, связывая этот факт со способностью некоторых видов к миксотрофному питанию.

Л. М. Зауер (1950) описал поселение клеток *Eunotia exigua* в гиалиновых клетках остатков *Sphagnum cuspidatum*. Мы наблюдали развитие одноклеточных зеленых водорослей *Chlorella vulgaris*, *Chlorococcum* sp. в гиалиновых клетках отмерших частей дернинок *Sphagnum magellanicum* и на гифах почвенных грибов.

Видовой состав водорослей слабоосушенной торфяной почвы характеризуется преобладанием зеленых (48% видов) и диатомовых (35% видов) водорослей (табл. 1, 2). Группу доминирующих видов образуют *Pinnularia subcapitata* var. *hilseana*, *Frustulia rhomboides* var. *saxonica*, *Coccomyxa solorinae*, *Chlorococcum* sp. Отмечена определенная динамика видового состава водорослей. Весной в комплекс доминирующих видов дополнительно входят *Tabellaria fenestrata*, *Carteria klebsii*, летом — *C. klebsii*, *Cylindrocystis brebissonii* f. *brebissonii*, осенью — *Eunotia exigua*.

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов водорослей (в %), обнаруженных на болотах Сяпсинское и Близкое, по отделам

Местообитание	*Cyanophyta*	*Chlorophyta*	*Xanthophyta*	*Bacillariophyta*	*Euglenophyta*	*Chrysophyta*	Всего
Болото Сяпсинское							
Осушительные канавы	1	7	1	13	1	1	24
	4.2	29.3	4.2	54.0	4.2	4.2	100
Слабоосушенная почва	2	14	2	10	1	—	29
	7.0	48.1	7.0	34.5	3.5	—	100
Осушенная почва	2	28	4	4	2	—	40
	5.0	70.0	10.0	10.0	5.0	—	100
Болото Близкое							
Осушенная почва	11	15	4	18	1	—	49
	22.4	30.6	8.2	36.8	2.0	—	100

Зеленые водоросли представлены в основном видами-убиквистами, распространенными и в водоемах, и в почвах. К числу специфических видов, характерных для болотных условий, относятся *Mesotaenium macrococcum*, *Cylindrocystis brebissonii* f. *brebissonii*, *C. crassa*.

Большинство встреченных здесь видов диатомовых характерно именно для болот. Например, *Pinnularia subcapitata* var. *hilseana* массово развивается в олиготрофных и мезотрофных болотах, а *Frustulia rhomboides* var. *saxonica* — в олиготрофных (Паламарь, 1953; Grzelewska, 1974; Hosiaisluoma, 1975). Желтозеленые и синезеленые водоросли отмечены только в летних и осенних пробах и представлены видами, характерными для стоячих водоемов. Вместе с тем *Gloeocapsa minuta* часто обнаруживается в почвах.

Таким образом, альгофлора слабоосушенной торфяной почвы характеризуется ограниченностью видового состава, резким преобладанием зеленых и диатомовых водорослей, присутствием гидрофильных и характерных болотных видов.

На хорошо осушенном болотном массиве основную роль в растительном покрове играет кустарничковый ярус, образованный *Betula nana*, и посадки сосны, сделанные в 1972 г.

В осушенной торфяной почве водоросли поселяются на почвенных частицах и между ними, образуя сообщество диффузного типа. Основная особенность альгофлоры осушенной почвы — резкое уменьшение роли диатомовых водорослей (табл. 1, 2). Это объясняется тем, что снижение уровня грунтовых вод привело к выпадению гидрофильных видов, а высокая кислотность почвы ограничивает развитие почвенных диатомей. Диатомовые отсутствуют в комплексе доминирующих видов, не обнаруживаются при прямом просмотре, слабо развиваются в культурах.

Наибольшее значение в осушенной торфяной почве имеют зеленые водоросли, которые составляют 70% видов (табл. 2). Выявляются они только при прямом просмотре почвы, обильно развиваются в культурах. Среди обнаруженных зеленых большинство видов широко распространены в различных почвах, в том числе и торфяных. Вместе с тем в сообществе сохраняются характерные для бедных, кислых и влажных почв виды *Chlamydomonas* и представители порядков *Desmidiales* и *Mesotaeniales* (Куликова, 1965).

Синезеленые представлены только двумя видами — *Pseudanabaena catenata* и *Gloeocapsa minuta*. Последний, как отмечает Э. А. Штина (1959), часто обилен в торфяных почвах. Желтозеленые водоросли не имеют большого значения в сообществе. Однако обнаруженные виды рода *Pleurochloris*, характерные именно для торфяных почв, подтверждают эдафофильный характер сообщества водорослей. Эвгленовые представлены двумя видами — *Euglena viridis* и *E. mutabilis*, обычными в кислых почвах (Куликова, 1965; Попова, 1966).

Доминирующими видами в сообществе почвенных водорослей являются нитчатые и одноклеточные зеленые — *Chlorhormidium flaccidum* var. *flaccidum* и var. *nitens*, *Chlorococcum* sp., *Coccomyxa solorinae*.

Отмечена определенная сезонная динамика видового состава водорослей в почве. Весной в группу доминантов как субдоминанты входят *Euglena mutabilis*, летом — *Mesotaenium macrococcum*, осенью — *Dictyococcus irregularis*.

Видовое разнообразие водорослей в осушенной почве резко падает с глубиной. Если в слое почвы 0—10 см найдено 40 видов и форм водорослей, то на глубине 10—20 и 20—30 см — только 8 видов. В слое 30—40 см найдено 3 вида — *Chlamydomonas oblonga*, *Eunotia exigua*, *Chlorococcum* sp., а ниже 40 см — единственный вид *Chlamydomonas oblonga*. Сильно развиваются водоросли в культурах торфа с глубины 60—70 см. Здесь найдены *Chlorella vulgaris*, *Chlamydomonas oblonga*, *Ch. elliptica*, *Microthamnion kuetzingianum*, *Pinnularia subcapitata* var. *hilseana*, которые обычны в поверхностном слое торфа. Слой 60—70 см непосредственно прилегает к подстилающей породе — песку, который, вероятно, задерживает водоросли и их споры.

Известно, что аэробные микроорганизмы довольно глубоко проникают в торфяную залежь, но наиболее биологически активен верхний слой — 0—10 см (Курбатова-Беликова, 1954). Водоросли же развиваются главным образом в верхних миллиметрах осушенной торфяной почвы, в ее фототрофном слое (Голлербах, Штина, 1969). Если в слое почвы 0—1 см численность водорослей может достигать 525.1 тыс. клеток, а биомасса — 0.14 мг, то в слое 1—4 см численность колеблется от 50.0 до 77.9 тыс. клеток, а в слое 4—5 см — уже только от 17.2 до 34.2 тыс. клеток (все в 1 г абсолютно сухой почвы). Глубже 5 см водоросли прямым методом не обнаруживаются, а развиваются только в культурах. Интересно, что даже в культурах у хламидомонад из нижних слоев торфяной залежи преобладает пальмеллевидная стадия. В глубь торфяной залежи водоросли попадают пассивно, опускаясь по заполненным водой полостям и капиллярам торфа. Вероятность их заноса в глубину с корнями растений мала, так как подавляющая часть корней даже на осушенных болотах сосредоточена в слое почвы 0—20 см (Пьявченко, 1963).

В осушительных канавах болота Сяпсинского водоросли образуют пленки и хлопья на поверхности воды и обрастания на подводных частях растений. В этих искусственных болотных водоемах развивается водное сообщество водорослей, образованное гидрофильными и болотолюбивыми видами. Наибольшее значение в составе водных сообществ имеют диатомовые и десмидиевые водоросли (табл. 1, 2). Доминирующими видами в воде осушительных канав являются *Closterium striolatum*, *Frustulia rhomboides* var. *saxonica*, которые, по мнению ряда авторов (Паламарь, 1953; Grzelewska, 1974), типичны для олиготрофных и мезотрофных болот.

Таким образом, на болоте Сяпсинском хорошо различаются три сообщества водорослей, развивающиеся в разных экологических условиях: эдафофильное сообщество водорослей в осушенной торяной почве, гидрофильное сообщество водорослей в осушительных канавах и сообщество, имеющее переходный характер, в слабоосушенной почве. Общими для этих трех сообществ являются только 6 видов из 61 — *Gloeocapsa minuta*, *Euglena mutabilis*, *Pinnularia subcapitata* var. *hilseana*, *Eunotia exigua*, *E. lunaris* var. *lunaris*, *Frustulia rhomboides* var. *saxonica* (табл. 1).

Для изучения влияния трофности почвы на состав водорослей были взяты образцы на осушенном мезотрофном болоте Близком. Торфяная залежь на болоте мелкая, 0.6—0.8 м, сложена осоково-сфагновым и древесно-осоковым торфом со степенью разложения 20—25%. Торфяная почва характеризуется довольно высоким потенциальным плодородием: зольность 7—11%, валовое содержание азота до 2%, фосфора и калия до 0.2% на сухой вес, pH_{KCl} 3.8—4.3 (Корчагина, Егорова, 1977). Растительность представлена березово-осоково-кустарничковыми сообществами; основную роль в растительном покрове играют древесный (*Betula pubescens*) и травяной (*Carex lasiocarpa*, *C. chordorrhiza*) ярусы.

Альгофлора осушенной торфяной почвы на этом болоте более разнообразна по сравнению с почвой болота Сяпсинского. Здесь обнаружено 49 видов и внутривидовых таксонов водорослей (табл. 1, 2). Зеленые водоросли представлены 15 видами, большинство из которых широко распространены в различных почвах. Присутствуют также виды, характерные для болотных местообитаний, например *Cylindrocystis crassa*, *Cosmarium subcucumis*. Большую роль в сообществе играют желтозеленые водоросли, хотя число видов их невелико. Из желтозеленых типично почвенные виды — *Heterothrix bristoliana*, *H. exilis* — входят в состав доминантов.

Для диатомовых водорослей резко выражены сезонные различия. Весной в насыщенной водой почве, взятой из-под снега и сразу после схода снежного покрова, сильно развиваются разнообразные диатомеи. В весенних образцах (апрель—май) найдено 20 видов и форм диатомовых. Среди них — виды, характерные для пресных вод (например, *Pinnularia mesolepta*, *Eunotia polyglyphis*), болот и заболоченных водоемов (*Frustulia rhomboides* var. *saxonica*, *Eunotia lunaris* var. *lunaris*) и для почв (*Hantzschia amphioxys* var. *amphioxys*, *Pinnularia borealis*). Летом число диатомовых уменьшается до 8 и в сообществе сохраняются широкораспространенные виды, встречающиеся в разных почвах.

Большое значение в сообществе играют синезеленые водоросли, принадлежащие к пор. *Oscillatoriales*.

Комплекс доминирующих видов в почве болота Близкого образован синезелеными (*Phormidium autumnale*, *Lyngbya aerugineo-coerulea*) и желтозелеными (*Heterothrix bristoliana*) водорослями.

Для сравнения состава водорослей в различных местообитаниях был использован коэффициент флористической общности Стугрена-Радулеску (Малышев, 1972)

$$K = \frac{Z - X + Y}{Z + X + Y},$$

где K — значение коэффициента; X — число видов, обнаруженных только в первом сообществе; Y — число видов, обнаруженных только во втором сообществе; Z — число видов, общих для двух сообществ. В почвенно-альгологических исследованиях коэффициент Стугрена-Радулеску применила Е. А. Бусыгина (1976).

Значения коэффициента приведены в табл. 3. Они подтверждают экологическую отграниченность, обособленность сообщества водорослей в осушенной торфяной почве. Слабое различие, которое, согласно значению коэффициента, существует между разными по характеру сообществами водорослей осушенной и слабоосушенной торфяной почвы на болоте Сяпсинском не удивительно, если иметь в виду два факта. Во-первых,

эти сообщества формируются на генетически одинаковой бедной и кислой почве, во-вторых, при вычислении коэффициента используются полные списки видового состава, а сообщество водорослей характеризуется в первую очередь группой доминирующих видов (Штина, Голлербах, 1976а). Состав доминирующих видов на этих участках оказывается различным: в слабоосушенной почве доминируют диатомовые и одноклеточные зеленые, в осушенной — нитчатые и одноклеточные зеленые водоросли.

Э. А. Штина и М. М. Голлербах (1976б) описали признаки сообществ почвенных водорослей, позволяющие судить о направлении почвообразовательного процесса. Исходя из них, можно сказать, что в сообществе водорослей осушенной почвы болота Сяпсинского, несмотря на девятилетний срок осушения, сохраняются особенности, характеризующие болотный почвообразовательный процесс: резкое преобладание зеленых водорослей, очень слабое развитие синезеленых, сохранение гидрофильных видов, незначительная глубина проникновения водорослей в почву.

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты флористической общности для сообществ водорослей на болотах Сяпсинское и Близкое

Сравниваемые сообщества водорослей	Число видов в сообществе	Число общих видов	Значение коэффициента
Болото Сяпсинское			
Осушительные канавы Осушенная почва	24 40	9	—0.67
Слабоосушенная почва Осушенная почва	29 40	20	—0.20
Осушительные канавы Слабоосушенная почва	24 29	11	—0.49
Осушенная почва			
Болото Сяпсинское Болото Близкое	40 49	20	—0.46

Таким образом, в бедной осушенной торфяной почве при преобладании в растительном покрове кустарничкового яруса формируется простое по сложению и ограниченное по видовому составу сообщество водорослей, в котором доминируют зеленые водоросли порядков *Chlorococcales* и *Ulotrichales*.

В более богатой почве болота Близкого при сильном развитии травянистых растений формируется сложное и разнообразное по составу сообщество водорослей, в котором доминируют синезеленые водоросли пор. *Oscillatoriales* и желтозеленые водоросли пор. *Tribonematales*. Состав сообщества водорослей осушенной почвы болота Близкое свидетельствует о том, что здесь начинают проявляться некоторые черты дернового почвообразовательного процесса: большее разнообразие видового состава, значительное число видов синезеленых, желтозеленых и диатомовых водорослей. В то же время особенности болотного почвообразовательного процесса здесь выражены слабо.

Надо отметить, что коэффициент флористической общности (табл. 3) показывает умеренное различие между видовым составом почвенных водорослей на болотах Близкое и Сяпсинское, в то время как в действительности это не так. В этом случае коэффициент, определяемый по видовым спискам в целом, скрывает сильные различия между двумя сообществами водорослей, которые, имея много общих видов, резко различаются по доминирующим.

Из вышесказанного можно сделать следующие выводы:

Водоросли слабо развиваются на естественном неосушенном мезотрофном болоте, что может быть связано с неблагоприятным для них биохимическим воздействием сфагновых мхов.

При осушении мезотрофных болот в почве формируется новое самостоятельное сообщество почвенных водорослей.

Видовой состав водорослей в осушенных торфяных почвах, и особенно состав доминирующих видов, определяется почвенными и фитоценотическими условиями, в первую очередь — трофностью почвы. В более бедной почве доминируют зеленые, в более богатой — синезеленые водоросли пор. *Oscillatoriales* и желтозеленые водоросли пор. *Tribonematales*.

В осушенных торфяных почвах водоросли могут быть индикаторами направленности почвообразовательного процесса.

ЛИТЕРАТУРА

Бусыгина Е. А. **1976**. Развитие водорослей на мелиорированных выработанных торфяниках в зависимости от их водного режима. Автореф. канд. дис. Л.

Ваулина Э. Н. **1958**. Основные черты флоры водорослей некоторых почв Белоруссии. Весці АН БССР, сер. біял. нав., I.

Воронихин Н. Н. **1950**. О флоре водорослей северной Карелии. Тр. Бот. инст., сер. 2, 6.

Голлербах М. М., Э. А. Штина. **1969**. Почвенные водоросли.

Горшкова С. С. **1971**. Некоторые данные о водорослях двух переходных болот Белгородской области. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 21.

Зауер Л. М. **1950**. Некоторые данные о водорослях верховых болот. Бот. ж., 35, 6.

Ионин И. В., Н. В. Егорова, М. П. Корчагина. **1977**. Рост культур сосны и содержание основных элементов питания в хвое и почве на осушенном переходном болоте в связи с внесением удобрений. В кн.: Мелиорация сельскохозяйственных и лесных угодий Европейского севера СССР. Петрозаводск.

Корчагина М. П., Н. В. Егорова. **1977**. Динамика основных элементов корневого питания в почве и листьях березы пушистой в связи с осушением и внесением удобрений. В кн.: Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск.

Куликова Р. М. **1965**. Развитие водорослей в торфяно-болотных почвах разной степени окультуренности. Почвоведение, 10.

Курбатова-Беликова Н. М. **1954**. Итоги изучения микробиологической деятельности в естественных торфяных залежах. Тр. Инст. торфа, 3.

Малышев Л. А. **1972**. Флористические спектры Советского Союза. В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л.

Матвиенко А. М. **1958**. Почвенные водоросли окрестностей Харькова. Бот. ж., 43, 8.

Мейер К. И. **1937**. Водоросли болотных почв долины реки Яхромы. Тр. Бот. сада Моск. гос. унив., I.

Некрасова К. А., Е. А. Бусыгина. **1977**. Некоторые уточнения к методу количественного учета почвенных водорослей. Бот. ж., 62, 2.

Паламарь Г. М. **1953**. Водоросли болот Полесья, их экология и значение для типологии болот. Автореф. канд. дис. Киев.

Попова Т. Г. **1966**. Эвгленовые водоросли. Вып. I. Флора споровых растений СССР, 8.

Поцене Ч. И. **1977**. Изменение сообществ почвенных водорослей при мелиорации почв. В кн.: Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны. Пермь.

Пьявченко Н. И. **1963**. Лесное болотоведение.

Пьявченко Н. И., Л. С. Козловская. **1974**. Почва как компонент биогеоценоза (экосистемы). В кн.: Почвенные исследования в Карелии. Петрозаводск.

Пятецкий Г. Е., В. М. Медведева. **1967**. Лесоосушение — путь умножения лесных богатств.

Смоляницкий Л. Я. **1967**. Некоторые аспекты средопреобразующей способности сфагновых мхов и рост хвойных растений. Автореф. канд. дис. Л.

Штина Э. А. **1959**. Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области. Тр. Бот. инст., сер. 2, 12. — **1977**. Водоросли Нечерноземной зоны и их роль в создании почвенного плодородия. В кн.: Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны. Пермь.

Штина Э. А., М. М. Голлербах. **1976а**. Экология почвенных водорослей. — **1976б**. Почвенные водоросли как индикаторы генезиса и состояния почвы. В кн.: Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.

G r z e l e w s k a E. 1974. Glony torfowiska «Bor na Czerwonem». Fragm. florist. et geobot., 20, 4.
H o s i a i s l u o m a V. 1975. Muddy peat algae of Finnish raised bogs. Ann. bot. Fenn., 12, 2.

Институт леса
Карельского филиала
АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 31 V 1978.

SUMMARY

On undrained mesotrophic bogs algae are poorly developed, their specific composition being limited. After drainage a new community of edaphophilic algae is formed in the bog soil. In drained soil algae are developing mainly in the upper soil layer 1 cm thick; the specific composition and the composition of dominant species is determined by edaphic and phytocoenotic conditions. In drained bog soils algae may be indicators of the direction of soil-formation process.

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК (018) : 632.937.2

Л. И. Воронцова, Л. Б. Заугольнова

О ПОДХОДАХ К ИЗУЧЕНИЮ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ [1]

L. I. VORONTSOVA, L. B. ZAUGOLNOVA. ON THE APPROACHES TO STUDYING PLANT COENOPOPULATIONS

Рассмотрены основные понятия и наиболее существенные аспекты исследования ценопопуляций растений на основе обобщения отечественной и зарубежной литературы. Обсуждаются вопросы, связанные с изучением таких признаков ценопопуляций, как численность, возрастной состав, пространственная структура. Рассматриваются некоторые подходы к выявлению взаимоотношений между растениями. Отмечается важность системного подхода при изучении ценопопуляций растений.

Изучение структуры и динамики ценопопуляций (ЦП) растений — перспективное направление в современной фитоценологии.

В зоологии популяционный уровень организации изучается давно как в нашей стране, так и за рубежом. Не случайно в крупных сводках по экологии, вышедших в последнее время (Одум; 1975; Дажо, 1975), авторы в основном опираются на зоологические материалы. Из советских зоологов много сделали в этом отношении Н. П. Наумов (1945, 1955, 1962), И. И. Шмальгаузен, (1945, 1961), М. С. Гиляров (1954), С. С. Шварц (1959, 1963, 1969, 1970), В. Н. Беклемишев (1960).

Изучение ценопопуляций растений, выявление их статики и динамики со своими задачами и методами исследования оформилось в особое направление в последние 10—15 лет, что в известной мере подготовлено бурным развитием современной экологии, в частности популяционной зооэкологии.

Начало глубоким фитопопуляционным исследованиям, как известно, было положено Т. А. Работновым и обосновано им в монографии «Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах» (1950б) и ряде работ.

В современной биологической литературе существуют значительные различия в понимании объема популяции, что приводит к необходимости разработать систему популяционных понятий (Любарский, 1976). Правда, в отечественной фитоценологии с самого начала популяционных исследований фитопопуляцию трактуют вполне определенно [2] как совокупность особей того или иного вида в пределах ценоза. Для обозначения такой совокупности особей В. В. Петровский (1961) предложил термин «ценотическая популяция» (ценопопуляция, ЦП), который прочно вошел в геоботаническую литературу. Т. А. Работнов (1975б) расширяет это определение, предлагая рассматривать ЦП как совокупность особей вида

[1] Основные положения статьи доложены на конференции, посвященной памяти А. А. Уранова (Москва, 28 I 1977).

[2] В зарубежной ботанической литературе объем понятия «популяция» специально не обсуждается, хотя в некоторых работах (Sterk, 1975) обращается внимание на неоднородность размещения растений в связи с рельефом и образованием локальных популяций.

в любом конкретном фитоценозе или в серии сменяющих друг друга фитоценозов. В это определение вводится представление о популяционном потоке (Уранов, Смирнова, 1969).

В свете современных представлений об уровнях организации живого и системном подходе к изучению биологических объектов ЦП можно рассматривать как надорганизменную систему, функционирующую в рамках конкретного фитоценоза, имеющую определенную структуру и обладающую известной степенью целостности. Мы считаем целесообразным придерживаться широкой трактовки понятия «структура» (Мазинг, 1973; Корчагин, 1976) в применении к биоценотическим объектам. Структура включает взаимное расположение элементов (пространственная структура), функциональные связи между ними (функциональная структура), распределение между элементами вещества и энергии (конституционная структура) и генетической информации (генетическая структура). Структуру принято рассматривать как инвариантное состояние системы (Овчинников, 1967; Сетров, 1971, и др.), а динамика в этом случае представляет изменение структуры во времени.

Основные задачи при исследовании ЦП можно определить следующим образом:

1) выявление элементов и подсистем в ЦП и их характеристика;
2) изучение внутренних связей между элементами и подсистемами;
3) изучение внешних связей как с абиотическими условиями, так и с компонентами биоценоза;
4) характеристика структуры и свойств ЦП как целого.

В качестве основных элементов ценопопуляции растений можно рассматривать особи, клоны, парциальные кусты (или побеги), что определяется задачами исследования или спецификой жизненной формы; только четкое указание на то, что рассматривается к качестве элемента популяции в том или ином случаях, помогает избежать путаницы и получить сопоставимый материал. Различные морфобиологические группы особей (возрастные, сезонные и др.) можно рассматривать в качестве подсистем.

К настоящему времени накоплен значительный материал по структуре ЦП растений, который мы рассмотрим ниже.

Основными параметрами при исследовании конституционной структуры ЦП можно считать численность (плотность), а также наличие различных морфобиологических групп и их количественные соотношения. Для самоподдержания ЦП наибольшее значение имеют возрастные группы, поэтому более подробно мы останавливаемся на обзоре именно возрастной структуры популяций.

При изучении численности в ценопопуляционных исследованиях неизбежно возникает вопрос об объеме счетной единицы; эта проблема по преимуществу фитоценотическая и приобретает особое значение при анализе большого набора жизненных форм («Ценопопуляции растений», 1976).

В зарубежной ботанической литературе этот вопрос не стоит столь остро в связи с тем, что основными объектами исследования зарубежных фитоценологов являются, как правило, вегетативно малоподвижные растения. Правда, некоторые исследователи развивают представление о сложной морфологической структуре корневищных растений (см. Kershaw, 1963, 1974). Но, пожалуй, наиболее четко понятие о различном объеме счетной единицы сформулировано лишь недавно Д. Харпером (Harper, 1977).

Понятия «численность» и «плотность» заимствованы ботаниками из популяционных зоологических исследований, где содержание этих понятий не эквивалентно (Одум, 1975). Однако в работах советских фитоценологов эти понятия используются в качестве синонимов и означают число растений на единицу площади. В зарубежной ботанической литературе это соответствует понятию «плотность» (density). Величина плотности ценопопуляций определенного вида, как правило, варьирует в широких пределах (см. таблицу).

Пределы варьирования плотности ценопопуляций разных видов растений

Вид	Плотность особей на 1 м²	Счетная единица	Литературный источник
Festuca sulcata Hack.	34.5—136.8	особь, клон	Кожевникова, Трулевич, (1971)
Festuca pratensis Huds.	4.7—47.0	особь	Ермакова (1972)
Carex pachystylis Gay.	164—2992	»	Ломакина (1974)
Artemisia compacta Fisch.	10.9—361.5	»	Кожевникова, Трулевич (1971)

Хотя колебания плотности велики, общий их характер специфичен для вида и даже для разных видов одной биоморфы и сходного способа возобновления. Несмотря на то что к настоящему времени изучены ЦП большого числа видов в разных условиях существования, трудно делать какие-либо определенные выводы о влиянии экологических, фитоценотических и географических факторов на плотность популяций. Характер изменений плотности специфичен для вида и определяется его ролью в ценозе. Однако сейчас можно с уверенностью сказать, что антропогенные воздействия по силе своего влияния на плотность ЦП превосходят действие всех абиотических и природных биогенных факторов.

Одним из проявлений целостности любой системы и ценопопуляции, в частности, можно считать способность к регуляции, которая рассматривается как процесс изменения взаимосвязи элементов системы, направленный на ее сохранение (Сетров, 1975). К настоящему времени выявлены некоторые механизмы регуляции плотности населения у растений, которые в основном определяются пластическими реакциями организма: задержкой или ускорением роста и образования генеративных органов, резкой дифференциацией и избирательным отмиранием отставших в развитии особей (Сукачев, 1941; Завадский, 1954; Маркова, 1968; Агаев, 1972, 1974; Harper, 1977). Выявлен характер связи между плотностью одновидовых популяций и такими характеристиками, как урожай, средний вес и высота особи, которые изменяются в результате пластичности растений (Harper, 1960, 1967, 1968; Harper, McNaughton, 1962; Harper, 1977; Putwain et all., 1968; Platt, 1976).

Связь между плотностью (численностью) ЦП и развитием вегетативной и генеративной сфер нашла отражение в той закономерности, которая выявлена А. А. Урановым (1960) для доминирующих видов в естественных сообществах: оптимальное жизненное состояние особей отмечается при некоторой средней плотности ЦП.

Основные процессы, определяющие уровень численности (плотности) и характер его изменения во времени — рождаемость и смертность. Для растений с разным способом самоподдержания [3] рождаемость будет определяться не однозначно. Основные способы самоподдержания ценопопуляций у растений — семенной, вегетативный и смешанный (вегетативный в сочетании с семенным). Рождаемость при семенном самоподдержании определяется числом всходов, появляющихся ежегодно в ЦП, т. е. числом уже самостоятельно существующих особей. Основные предпосылки рождаемости (испермации) — величина потенциальной и реальной семенной продуктивности, почвенный запас семян, условия прорастания семян и выживания всходов. Все эти составляющие рождаемости подвержены сильному влиянию абиотических и биотических факторов, специфичны для видов и определенных ценозов (Работнов, 1956, 1958а, б, 1974; Джалилова, 1964; Голубева, 1968; Harper, White, 1970, 1974; Harper, 1977. «Комплексная характеристика. . .», 1976). Учет подобных показа-

[3] Под способом самоподдержания мы понимаем ту совокупность процессов, которые определяют возможность длительного существования популяции на данной территории.

телей позволил представить графическую модель популяционной динамики (Harper, White, 1970). При вегетативном и смешанном самоподдержании существенную или даже решающую роль играет образование диаспор вегетативного происхождения. В качестве диаспор могут выступать ризогенные и кладогенные парциальные кусты и побеги, луковицы, клубни различного происхождения. Можно заметить, что самоподдержание ЦП вегетативным путем возможно лишь в случае омоложения дочерних образований или отделения диаспор от молодых особей. Вновь образовавшиеся зачатки могут характеризоваться разной степенью омоложения, что определяет структуру ЦП и характер ее развития, а также положение вида в ценозе (Смирнова, 1974). Поступление вегетативных зачатков варьирует во времени и может носить циклический характер (Григорьева, 1975).

Смертность можно рассматривать как форму регуляции плотности ЦП. Отмирание особей в ЦП связано как с процессом естественного старения (эндогенное отмирание — Куркин, 1976), так и неблагоприятными внешними воздействиями (экзогенное отмирание). Интенсивность отмирания изменяется в зависимости от возрастного уровня особей (Работнов, 1950б, 1974; Williams, 1970, 1974; Sarukhan, Harper, 1974; Sterk, 1975; «Ценопопуляции растений», 1977). Выяснено, что смертность определяется не столько календарным возрастом, сколько мощностью и состоянием организма (Werner, 1975а). Интенсивность отмирания особей может зависеть от колебаний абиотических условий (Williams, 1970; Работнов, 1974; Sarukhan, Harper, 1974; Harper, 1977; Williams, Roe, 1975; Куркин, 1976) или от деятельности зоокомпонентов биоценоза (Куркин, 1976; Harper, 1977). Последовательность отмирания растений с возрастом можно изобразить в виде кривых. Характер кривых смертности, по-видимому, неодинаков у разных видов растений (Williams, 1966; Antonovics, 1972; Harper, White, 1974; Werner, 1975б; Harper, 1977), хотя в общем набор их ограничен четырьмя типами (Deevey, 1974). Работы последних лет показали, что у многих видов растений довольно часто встречается тип, близкий к экспоненциальной кривой (Sarukhan, Harper, 1974; Harper, 1977).

В популяционной экологии широко распространено понятие смертности, зависимой (density-dependent) и независимой (density-independed) от плотности (Одум, 1975; Harper, 1977). В применении к ботаническим объектам показана связь между этими типами смертности и величиной репродукционного усилия (reproductive effort), т. е. частью биомассы, идущей на образование репродуктивных органов, что приводит к выработке в процессе эволюции различных популяционных стратегий (Harper, 1970, 1977). Значительное число работ зарубежных авторов (Gadgil, Solbrige, 1972; Abrahamson, Gadgil, 1973; Solbrige, Simpson, 1974; Mc Naughton, 1975) посвящено анализу этих типов стратегий и направлению отбора в популяциях растений: если развитие идет в условиях, когда регуляция независима от плотностей, то действует так называемый r-отбор, направленный на выработку высокой скорости роста популяции; в условиях регуляции, зависимой от плотности, преобладает K-отбор, направленный на выработку адаптивных реакций, повышающих выживание растений.

Эндогенное отмирание связано с длительностью жизни особей, которая специфична для каждого вида, однако этот популяционный показатель подвержен большим колебаниям в зависимости от условий существования вида (Работнов, 1947а, 1950б; Harper, White, 1974). Эндогенное отмирание может изменяться также в связи с колебаниями условий от года к году (Курченко, 1975). На основе соотношения рождаемости и отмирания (специфическая скорость роста популяции), а также распределения репродуктивных усилий в онтогенезе были разработаны представления об основных типах стратегии популяций (Cole, 1954; Schaffer, 1974; Demetrius, 1975; Harper, 1977), однако при этом учитывалась в основном лишь репродуктивная стратегия. Можно отметить, что жиз-

ненные цилы (life cicles) рассматриваются в зарубежной литературе также с точки зрения режимов плодоношения (Harper, 1977, гл. 21). Однако немаловажное, а иногда решающее значение в жизни популяции многолетних растений приобретает и стратегия вегетативного развития, но в этом направлении можно отметить лишь единичные попытки обобщений (Серебрякова, 1971; Смирнова, 1974; «Ценопопуляции растений», 1976, 1977). Несомненно, что потребность в такого рода работах велика.

Важной характеристикой популяции является создаваемая ею биомасса. Хотя продуктивность растительных сообществ изучена довольно основательно, однако закономерности создания биомассы у разных видовых популяций исследованы недостаточно. В ряде работ сделана попытка выяснить особенности перераспределения продукции между органами растений (Горышина, 1969; Ogden, 1970; Harper, Ogden, 1970; Harper, 1977; «Продуктивность луговых сообществ», 1978); установлено, что для каждого вида характерна особая кривая сезонного и погодичного изменения продуктивности как в естественной среде, так и при внесении удобрений (Работнов, 1973, 1974). В недавно опубликованной монографии «Продуктивность луговых сообществ» (1978) показаны закономерности создания биомассы и ее динамики у разных видов луговых растений, а также установлена связь этих процессов с жизненной формой и ритмом развития растений.

Работами японских ученых (обзор см.: Harper, 1977) для многих видов растений установлена количественная зависимость между средним весом растений w и плотностью особей в популяции p; эта связь носит прямолинейный характер и выражается формулой: $w=cp^{3/2}$, где c — константа.

Возрастной состав ЦП определяется количественным соотношением возрастных групп особей и является важной характеристикой ЦП. Существуют два подхода к описанию возрастного состава ЦП. В одних случаях исследователи определяют асболютный хронологический возраст особей и группируют особи по классам абсолютного возраста, в других определяют возрастное состояние (биологический или онтогенетический возраст) на основе анализа изменений морфобиологических признаков в ходе онтогенеза особей. Первый подход чаще используют лесоведы в применении к древесным породам (Комин, Семечкин, 1970), в ряде случаев этот метод приложим к полукустарничкам и травянистым многолетникам (Работнов, 1950б; Станюкович, 1961; 1963; Рустамов, 1966; Саурина, 1972). В исследованиях зарубежных авторов этот подход является основным при изучении возрастной структуры популяции растений (Kerster, 1968; Antonovics, 1972; Roughton, 1972; Harper, White, 1974; Sarukhan, Harper, 1974; Harper, 1977; van Andel, 1975; Williams, Roe, 1975). Правда в ряде работ наряду с календарным возрастом характеризуется и состояние растения (Sharitz, McCormick, 1973; Werner, 1975а, б).

Некоторые исследователи группируют особи по их размерам, в частности по таким показателям, как диаметр дерновин у плотнодерновинных злаков (Бажецкая, 1966; Семенова-Тяньшанская, 1966), высота и диаметр растения (Бажецкая, 1966; Нечаева, Приходько, 1966; Crisp, Lange, 1976). При этом предполагается прямая зависимость между возрастом и размером растения.

В целом использование абсолютного возраста при выявлении возрастного состава имеет ограниченное применение, так как в большинстве случаев его определение оказывается затруднительным.

Второй подход, как мы отмечали выше, основан на выделении возрастных состояний и группировке особей и ЦП по этому признаку. Биологической предпосылкой для выделения возрастных состояний является то, что особи в ходе большого жизненного цикла (БЖЦ) претерпевают ряд сложных физиологических и морфологических преобразований, каждое возрастное состояние в этой цепи изменений характеризует качественно и количественно узловые моменты развития («Ценопопуляции растений», 1976). Основы классификации БЖЦ растений были сформулированы Т. А. Работновым (1950б), затем детализированы рядом авторов

(Трулевич, 1963; Жукова, 1966). В настоящее время в ценопопуляционных исследованиях широко используется классификация, которую, например, применяют сотрудники Проблемной биологической лаборатории МГПИ им. В. И. Ленина. Эта классификация включает следующие возрастные состояния:[4] проростки — pl, ювенильные растения — j, имматурные — im, взрослые вегетативные — v, молодые генеративные — g_1, средневозрастные генеративные — g_2, старые генеративные — g_3; старые вегетативные — ss, сенильные — s. Анализ возрастных состояний с глубоким их биологическим обоснованием дает А. А. Уранов (1975).

Мы полагаем, что этот подход имеет универсальный характер и, как показывает практика ценопопуляционных исследований, приложим к растениям разного таксономического положения (споровые, голосемянные, покрытосемянные), разным жизненным формам (деревья, кустарники, полукустарнички, травянистые многолетники с разным способом самоподдержания, однолетники). Определение календарного возраста растений в связи с изучением БЖЦ приобретает более глубокий биологический смысл, так как помогает определить скорость морфологических преобразований, что весьма существенно при изучении ЦП в целом, поэтому разработка методов определения абсолютного возраста для растений разных жизненных форм весьма желательна.

К настоящему времени изучен БЖЦ у значительного числа видов растений, относящихся к разным биоморфам. В этом отношении много сделано Т. А. Работновым (1947а, б, 1949, 1950а, б); планомерную и целенаправленную работу по изучению БЖЦ, используя единую методику, проводят сотрудники Проблемной биологической лаборатории МГПИ им. В. И. Ленина («Ценопопуляции растений», 1976), большой вклад в изучение БЖЦ степных видов внесли ботаники БИН АН СССР («Биокомплексная характеристика. . .», 1969; Борисова, Попова, 1971); работают в этом направлении ботаники Средней Азии (Кожевникова, 1974, 1976), Кавказа (Сахадзе, 1968; Измайлова, 1974). Изучен БЖЦ разных жизненных форм в основном покрытосемянных растений, однако есть попытки использовать этот подход и к голосемянным (Кожевникова, 1976), споровым, в частности плаунам (Плотников, 1977) и даже мхам (Новичкова-Иванова, 1976) и водорослям (Кондратьева, Кислова, 1977).

Соотношение возрастных групп в ЦП могут быть выражены как абсолютными величинами, так и относительными в процентах (возрастные спектры, по А. А. Уранову, 1960) и графически представлены в виде гистограмм, кривых и др.

Следует отметить, что изучение возрастных спектров ЦП с самого начала ценопопуляционных исследований было не самоцелью, а одним из важнейших методов изучения форм приспособления растений к условиям существования.

Можно сказать, что к настоящему времени изучены ЦП основных ценообразователей лугов (Работнов, 1945, 1949, 1950б, 1974; Саурина, 1972; «Цепопопуляции растений», 1976); степей (Голубева, 1966; Борисова, Попова, 1970; «Комплексная характеристика. . .», 1976; «Ценопопуляции растений», 1977); полупустынь и пустынь Средней Азии и Казахстана (Рустамов, 1966; Нечаева, Приходько, 1966; Воронцова, 1967, 1971), высокогорий Средней Азии, Казахстана, Кавказа (Нечаева, 1958; Станюкович, 1963; Рустамов, 1966; Кожевникова, 1974; Шорина, 1965, 1968; Бородина, 1968; Донскова, 1968, и др.), основные элементы дубравного широкотравья (Рысин, Рысина, 1966; Смирнова, 1968; Смирнова, Торопова, 1974); древесные породы в разных типах леса (Рысин, Рысина, 1966, Заугольнова, 1971; Рысин, Казанцева, 1975; Кожевникова, 1976).

Исследования ЦП отдельных видов проводятся в разных типах растительности, в разных частях ареала вида (Воронцова, 1971; Грушевская, 1973), изучаются признаки при изменении экологических условий (поемности, увлажнения, засоления, механического состава почв), а также

[4] Символы для обозначений возрастных состояний см.: Уранов, 1975.

при антропогенном воздействии (режим выпаса, покоса, внесения удобрений, хозяйственных заготовок) на естественную растительность (Шорина, 1965, 1968; Жукова, 1966, 1972; Ермакова, 1972; Егорова, 1973; Григорьева, 1974) и в искусственных ценозах (сеяные луга, агрофитоценозы — Камышев, 1969; Работнов, 1974; Марков, Маркова, 1976).

В потоке ценопопуляционных исследований следует отметить попытки изучения численности и возрастной структуры ЦП всех или основных растительных компонентов в том или ином сообществе, что в перспективе дает возможность более глубокого познания фитоценоза в целом (Уранов и др., 1970; «Комплексная характеристика. . .», 1976).

Анализ возрастных спектров, особенно в случае многолетних стационарных наблюдений, дает очень ценную информацию о состоянии ЦП, формах ее реакции на воздействие внешних факторов. При этом особенно важно совокупное изучение динамики численности подроста и генеративной фракции ЦП, величины отмирания особей в разных возрастных группах. Основные тенденции в изменениях этих показателей в значительной мере определяет направление хода развития ценопопуляции в целом.

Обобщение материалов по возрастным спектрам ЦП растений привело к ряду теоретических выводов и гипотез.

1) Предложена генетическая классификация ценопопуляций (Работнов, 1950а, 1969), отражающая их развитие от начальных этапов возникновения до исчезновения на данной территории (большой жизненный цикл ЦП); позднее эта классификация была более детально разработана в связи с накоплением новых материалов (Рысин, Рысина, 1966; Уранов, Смирнова, 1969; Рысин, Казанцева, 1975).

2) А. А. Уранов обосновал идеи о циклическом развитии нормальных ЦП, т. е. достигших известного устойчивого состояния, а также развил представление о возрастности ЦП и мерах количественного определения возрастности. Эти идеи нашли свое отражение в коллективной монографии «Ценопопуляции растений» (1976, 1977).

3) Удалось установить на основе многочисленных фактов, что характер возрастного спектра в большой мере определяется биологическими свойствами вида («Ценопопуляции растений», 1976).

Несмотря на большую динамичность спектров, для многих видов в устойчивых сообществах характерен определенный тип спектра, который предложено называть «базовым спектром» («Ценопопуляции растений», 1976).

Эти выводы отражают в целом диалектичность процессов, протекающих в ЦП, т. е. единство устойчивости и динамики.

Основные итоги изучения численности и возрастного состава ЦП обобщены в статьях Т. А. Работнова (1966, 1969, 1975б), А. А. Уранова (1960, 1967, 1975), коллективной монографии «Ценопопуляции растений» (1976, 1977).

При анализе ценопопуляций наряду с численностью и возрастным спектром следует учитывать жизненное состояние (жизненность) особей. Как следует из фактических материалов, одна и та же возрастная группа может быть представлена особями разной жизненности, что определяется поливариантностью развития особей в онтогенезе. Предприняты попытки построения шкал уровня жизненности особей (Проскурякова, 1968; «Ценопопуляции растений», 1976). Использование этих шкал дает возможность оценить степень мощности ценопопуляции, тенденции ее развития под воздействием разного рода антропогенных факторов. Дифференциация особей по жизненности внутри ценопопуляции может выступать в качестве одного из механизмов регуляции численности (Маркова, 1968; Werner, 1975а).

Ценопопуляции существуют в пространстве, и весьма важной характеристикой их является пространственная структура, под которой понимают взаимное размещение особей вида по площади, занимаемой ЦП. При этом большое значение имеет определение взаимного расположения разновозрастных особей. К настоящему времени определены основные

типы размещения особей (Грейг-Смит, 1967; Фрей, 1968; Василевич, 1969); выяснено, что в большинстве случаев растениям свойственно агрегированное размещение, которое объясняется как эндогенными, так и экзогенными факторами (Грейг-Смит, 1967; Kershaw, 1963, 1974); разработаны различные методы изучения пространственной структуры популяций (Василевич, 1972; Любарский, 1976; Фаликов, 1976).

Пространственная неоднородность популяций тесно связана с неравномерностью развития разных частей популяции во времени (Работнов, 1969; Уранов, 1975; «Ценопопуляции растений», 1977), т. е. ЦП в пространстве представлена совокупностью участков (локусов), каждый из которых характеризуется определенной возрастной структурой, плотностью особей, динамическими процессами. Жизнь популяции можно представить в виде непрерывного возникновения, развития и угасания популяционных локусов, что приводит к изменению пространственных соотношений между разными видами в ценозе (Watt, 1947; Kershaw, 1974; Торопова, 1977). Постоянное возобновление популяций, смену поколений, замещение одних особей другими можно рассматривать в качестве одного из важных и малоизученных механизмов, определяющих возможность существования видовых популяций в многовидовом сообществе (Grubb, 1976).

Пространственная неоднородность ЦП связана не только с ее постоянным возобновлением и возрастной дифференциацией особей. Одновременное существование растений разных поколений, наличие перекрестного опыления определяют генетическую неоднородность (см., например, Harberd, 1961, 1967; Harberd, Owen, 1969) как локальных популяций (в понимании Завадского, 1968), так и отдельных ЦП. Эта неоднородность часто может иметь скрытый характер (Агаев, 1974). Пластичность растений и генетическая неоднородность выражаются в существовании биоморфологических групп растений (Завадский, 1968), различающихся по ритму сезонного развития, по характеру роста вегетативных побегов, по форме листьев или других органов растений и т. д. (Синская, 1958; Мамаев, 1973; Придня, 1975; «Ценопопуляции растений», 1976). Соотношение этих групп также может выступать как существенная характеристика структуры ЦП или ее частей (Придня, 1975). Фенотипическая пластичность растений и генетическая неоднородность их в пределах ЦП обеспечивает возможность различных адаптаций на популяционном уровне.

Все рассмотренные нами характеристики ЦП связаны друг с другом и взаимно обусловлены. Представление о состоянии той или иной ЦП растения может дать совокупный анализ этих характеристик.

Наряду с дифференцированным подходом к изучению ЦП и детальным исследованием свойств ее структурных элементов существуют попытки использования интегральных показателей для анализа поведения популяций: проективное покрытие (Уранов, 1960; Куркин, 1976), генеративность (генеративное обилие, степень генеративности, Куркин, 1976); выделение одного морфоструктурного признака — признака индикатора — или группы морфоструктурных информативных признаков (Любарский, 1976). Однако детальный анализ основных свойств ЦП дает несомненно бóльшую информацию о способах существования той или иной ЦП, но естественно требует значительных затрат сил и времени.

Важным аспектом ценопопуляционных работ является изучение динамических процессов, т. е. изменения параметров популяции во времени.

Можно назвать три группы работ, где специально разбираются вопросы динамики популяций:

1) изучение популяций древесных пород в возрастном ряду древостоев (Сукачев, Поплавская, 1927; Сукачев, Дылис, 1964; Ивашкевич, 1929; Rehak, 1964; Колесников, 1956);

2) исследование погодичной динамики многолетних луговых и степных растений (Работнов, 1950б, 1955, 1962; Williams, 1966, 1970; Борисова, Попова, 1970; Antonovics, 1972; Пошкурлат, 1973; Williams, Roe, 1975; Куркин, 1976. «Комплексная характеристика. . .», 1976);

3) изучение динамики популяций травянистых малолетников, а также однолетних растений (Harper, Gajic, 1961; Harper, White, 1970, 1974; Sarukhan, Harper, 1974; Марков, 1976; Harper, 1977).

Исследование изменчивости фитоценозов и отдельных ЦП во времени привело к созданию классификаций динамики ЦП растений (Работнов, 1950а, 1955, 1962, 1968, 1975а; Куркин, 1976), в которых учитываются следующие аспекты изменений: а) обратимость процесса, б) длительность процесса, в) размах изменений, г) их причины. Принимая во внимание названные аспекты, можно представить классификацию основных форм динамики ЦП в следующем виде.

I. Необратимые однонаправленные изменения ЦП (сукцессии); по характеру причин, их вызывающих, можно различать сукцессии экотопические, антропогенные, зоогенные, фитогенные; по продолжительности кратковременные и длительные.

II. Обратимые изменения (флюктуации).

1. Изменения с относительно длинным периодом возврата в состояние, близкое к исходному (период колебаний — год и более, вплоть до вековых).

2. Изменения с небольшим периодом колебаний (сезонные).

В ряде случаев для разных типов изменений применяют термин «осцилляция», но содержание его трактуется по-разному (Работнов, 1968, 1974; Василевич, 1970; Одум, 1975; Куркин, 1976) и единого общепринятого содержания для этого понятия до сих пор не выработано.

Т. А. Работнов (1968) предлагает проводить подразделение флюктуаций в зависимости от причин, их вызывающих, на следующие типы: а) экотопические, связанные с изменениями в экотопе; б) антропогенные; в) зоогенные, вызванные изменениями численности животных; г) фитоциклические; д) фитопаразитогенные, вызванные изменениями в степени развития паразитических организмов. Все указанные причины, следуя К. А. Куркину (1976), можно разделить на 2 группы: экзогенные (а, б, в, д) и эндогенные (г), связанные со свойствами самой популяции (устойчивостью особей и ходом их онтогенетического развития). Подобно тому, как это имеет место в фитоценозе (Куркин, 1976), в ЦП все формы динамики вызываются сложной совокупностью эндогенных и экзогенных причин.

При изучении динамики ЦП во времени довольно часто используются интегральные показатели популяции, такие как покрытие, обилие, константность (Ниценко, 1962; Василевич, 1970; Куркин, 1976). Более дифференцированный подход, при котором учитывается, с одной стороны, изменение численности популяций, а с другой, мощность отдельных особей и число генеративных побегов (Работнов, 1950б, 1974; Борисова, Попова, 1970; Пошкурлат, 1973; Sterk, 1975; «Комплексная характеристика. . .», 1976), позволяет раскрыть механизмы динамики ЦП, в то время как учет некоторых интегральных показателей часто маскирует эти механизмы.

Большой теоретический и практический интерес представляет изучение динамики популяций в ходе сукцессионных смен (Курченко, 1974; Werner, 1976), что позволяет понять процессы смены доминирующих видовых популяций. Всестороннее изучение динамики популяций дает возможность выделить популяции по степени их устойчивости, или лабильности (Работнов, 1966; Куркин, 1976; «Ценопопуляции растений», 1977), что рассматривается как дальнейшее расширение наших представлений о фитоценотипах (Раменский, 1938).

Внимание исследователей в последнее десятилетие привлекают тонкие механизмы экологических адаптаций дикорастущих растений; можно сказать, что начинает оформляться эколого-физиологический подход в популяционных работах, когда ставится задача выявления причинно-следственных связей в поведении различных экологических групп растений. В результате довольно полная эколого-физиологическая характеристика получена для растений дубравного широкотравья и ранне-

весенних эфемероидов (Горышина, 1969, 1975), для степных ксероморфных злаков (Колпиков, 1960, 1971; «Биокомплексная характеристика. . .», 1969; «Экология и пастбищная дигрессия. . .», 1977) и некоторых экологических групп степного разнотравья («Биокомплексная характеристика. . .», 1969; «Экология и пастбищная дигрессия. . .», 1977). Несмотря на трудоемкость подобной работы, дальнейшее развитие этого направления надо считать весьма перспективным, поскольку оно позволяет выявить потенциальные возможности растений, их экологическую индивидуальность, формы адаптации растений к среде.

ЦП, как мы отмечали в начале, — система с присущей ей структурой, разнообразными функциональными связями между элементами. В связи с этим большое значение приобретает синтез материала на основе изучения многосторонних функциональных связей и динамических процессов в ЦП. Примером исследований такого типа в последнее время явилась монография К. А. Куркина «Системные исследования динамики лугов» (1976). В сущности системный подход к изучению луговых растений использовал Т. А. Работнов в своей монографии «Луговедение» (1974); а также авторы коллективной монографии «Ценопопуляции растений» (1976), в которой обобщены материалы сотрудников проблемной биологической лаборатории МГПИ им. В. И. Ленина.

Развитие системного подхода к изучению ЦП открывает возможности для построения моделей систем. При этом могут быть использованы модели разного типа от простых словесных или графических до математических как наиболее обобщенных. Построение математических моделей в биологии остается сложной проблемой в связи со сложностью самих биологических объектов, а также недостаточно разработанным для биологических целей математическим аппаратом. При построении моделей отдельных процессов ЦП в ряде случаев могут быть использованы материалы по моделированию популяций животных (Уатт, 1971; Одум, 1975; Уильямсон, 1975).

За рубежом получило развитие моделирование некоторых сторон жизни популяции (в основном динамики плотности особей) на основе уравнений экспоненциального роста (Cole, 1964; Murphy, 1968; Gadgil, Bossert, 1970; May, 1973; Schaffer, 1974) с учетом таких признаков, как возрастные различия в репродуктивной стратегии и неодинаковая вероятность выживания разновозрастных особей; сделаны попытки математического моделирования динамики популяций с учетом пространственной неоднородности условий (Levin, 1976). При создании моделей учитываются не только абсолютный возраст растений, но и морфологические их различия (Werner, Caswell, 1977), притом второй вариант модели дает лучшие результаты; создана модель динамики численности популяции на основе анализа фитогенного поля (Вавилин, Георгиевский, 1974). В последнее время все чаще используются разностные уравнения в связи с дискретностью поступлений в популяцию растений и широко применяются матрицы Лесли (Schaffer, 1974; Demetrius, 1975; Уильямсон, 1975).

Накопленный к настоящему времени обширный материал по экологии популяций растений нашел отражение в опубликованной Дж. Харпером книге «Популяционная биология растений» (Harper, 1977). Эта работа представляет собой первую и весьма обширную сводку современной, в основном зарубежной литературы, где затронут широкий круг вопросов популяционной экологии и биологии растений. Особенно подробно рассматриваются следующие аспекты популяционной жизни: биология рассеивания семян, покой семян и условия образования запаса их в почве, прорастание семян; динамика популяций в основном однолетних и двулетних растений, а также деревьев и немногих представителей травянистых многолетников; большой раздел посвящен механизмам регуляции плотности одновидовых популяций и взаимоотношению между видами растений. В нескольких главах освещается влияние животных на растения. Эта обзорная работа очень своевременна и подробно знакомит с основными направлениями популяционных исследований за рубежом.

Одной из задач ценопопуляционных исследований, как мы уже отмечали, является изучение взаимоотношений между ЦП, составляющими растительное сообщество.

Изучение взаимоотношений популяций разных видов растений ведется на основе количественной оценки совместного участия видов в ценозе и ее анализа (кривые сопряженности — Уранов, 1968: «Ценопопуляции растений», 1977; сопряженная встречаемость — Василевич, 1970; Миркин и др., 1970). На основе методов количественного учета, а также полевых экспериментов проводится изучение различных механизмов взаимного влияния растений (Harper, McNaughton, 1962; Гродзинский, 1965; Putwain, et all., 1968; Карпов, 1969; Злобин, 1976, и др.). В последнее время особое внимание в популяционных исследованиях уделяется разработке тех принципов организации ценоза, которые были высказаны еще Л. Г. Раменским (1938).

Принцип дополнительности (комплементарности) получает развитие в целом ряде работ, где обсуждаются разные формы дополнения (Grubb, 1976), а также анализируется разделение ресурсов между видами вследствие их экологической индивидуальности (Platt, Weis, 1977) и различного типа поведения (Harper, Ogden, 1970; Смирнова, 1976); делаются попытки количественной оценки таких ценотических свойств видов, как способность к доминированию, агрессивность, резистентность (Jacquard, 1970; Harper, 1977), конкурентная способность (Grime, 1973).

С точки зрения изучения взаимодействия растений большой интерес представляет развитая А. А. Урановым идея о фитогенном поле растения. Основные свойства фитогенного поля предсказаны А. А. Урановым (1965, 1968), а некоторые из них охарактеризованы на примере конкретных видов растений (Уранов, Михайлова, 1974; Михайлова, 1975; Торопова, 1977). Для определения количественных параметров фитогенного поля был разработан метод фитометра (Уранов, Михайлова, 1974). Фитогенное поле создается как отдельной особью растения, так и популяцией в целом. Фитогенное поле популяций разных видов, по-видимому, имеет различную структуру (Михайлова, 1975; Торопова, 1977). На основе анализа фитогенного поля взаимодействующих популяций можно объяснить существование устойчивых видовых сочетаний в ценозе (Смирнова, 1976; Торопова, 1977). Работа в этом направлении только начата, и характеристика структуры фитогенного поля у разных видов растений является одной из первостепенных задач.

Важность популяционных исследований диктуется не только их теоретическим значением, но и практическими требованиями. Несмотря на то что популяционные работы ведутся в течение двух десятилетий, они уже дали некоторые практические результаты. Так, на основе исследования ЦП можно установить оптимальные условия существования полезных видов растений и выработать рекомендации по их использованию и охране (Шорина, 1965; Пошкурлат, 1973), разработать меры по рациональной эксплуатации и восстановлению лугов и пастбищ (Кожевникова, Трулевич, 1971; Воронцова, 1971; Работнов, 1973; Куркин, 1976). Популяционные исследования послужили научным обоснованием для создания искусственных пастбищ Туркмении (Нечаева, Приходько, 1966). Исследование динамики популяционных признаков служит основой для предсказания поведения ценозов при колебании факторов среды (Куркин, 1976). Несомненно, знание структуры и закономерностей развития популяций растений должно лежать в основе любых хозяйственных мероприятий в естественных и искусственных ценозах.

Теоретическое значение популяционных исследований очевидно. Глубокое изучение структуры и динамики ЦП необходимо для познания более сложных биологических явлений — фитоценозов, биогеоценозов, для изучения механизмов их самоподдержания, что в свою очередь открывает возможности прогнозирования и перспективы для создания высокопродуктивных экосистем.

Агаев М. Г. **1972**. Реагирование однолетних растений на повышение плотности популяций. Бот. ж., 57, 5. — **1974**. Популяционная плотность как регуляторный фактор развития растений. ДАН СССР, 217, 3.

Бажецкая А. А. **1966**. Состав популяций типчака и тонконога по профилю хребта Таласский Ала-Тау. В кн.: Геоботанические исследования в Киргизии. Фрунзе.

Беклемишев В. Н. **1960**. Пространственная и функциональная структура популяций. Бюлл. МОИП, отд. биол., 15, 2.

Биокомплексная характеристика основных ценообразователей растительного покрова Центрального Казахстана, 1969. Ч. 2.

Борисова И. В., Т. А. Попова. — **1970**. Динамика численности и возрастного состава популяций дерновинных злаков в пустынных степях Центрального Казахстана. Бот. ж., 57, 7. — **1971**. Возрастные этапы формирования дерновины степных злаков. Бот. ж., 56, 5.

Бородина А. П. **1968**. Большой жизненный цикл плосколистного крестовника (*Senecio platiphylloides* Somm. et Lev.) в субальпийском поясе Закавказья. НДВШ, биол. науки, 3.

Вавилин В. А., А. Б. Георгиевский. **1974**. Упрощенная динамическая модель ценопопуляций черного саксаула. Лесоведение, 3.

Василевич В. И. **1969**. Статистические методы в геоботанике. — **1970**. Неравномерность распределения видов в сообществе и ее количественный анализ. В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимирск. пед. инст. — **1972**. Количественные методы изучения структуры растительности. В кн.: Итоги науки и техники (Ботаника, т. I). М.

Воронцова Л. И. **1967**. Изменение жизненного состояния эдификаторов растительного покрова южной полупустыни под влиянием экологических условий. В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М. — **1971**. Ценопопуляции типчака (*Festuca sulcata* Hack.) и белой полыни (*Artemisia lercheana* Web.) в южной полупустыне Западного Прикаспия. Канд. дис. М.

Гиляров М. С. **1954**. Вид, популяция и биоценоз. Зоол. ж., 33, 4.

Голубева И. В. **1966**. Возрастной состав и динамика численности популяций некоторых видов растений в разных условиях луговой степи. Канд. дис. М. — **1968**. Динамика семенной продуктивности популяций клевера горного (*Trifolium montanum*) и ковыля перистого (*Stipa pennata*) в различных фитоценотических условиях луговой степи. Бот. ж., 53, 8.

Горышина Т. К. **1969**. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. — **1975**. Экология травянистых растений лесостепной дубравы.

Грейг-Смит П. **1967**. Количественная экология растений.

Григорьева Н. М. **1974**. Некоторые особенности структуры популяций и биологии люцерны желтой (*Medicago falcata* L.) на пойменных лугах реки Угры. В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М. — **1975**. Возрастная и пространственная структура ценопопуляций *Medicago falcata* L. Автореф. канд. дис. М.

Гродзинский А. М. **1965**. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ.

Грушевская О. М. **1973**. Возрастной состав популяции равноплодника василистникового в Беловежской пуще. В кн.: Беловежская пуща, 7. Минск.

Дажо Р. **1975**. Основы экологии.

Джалилова А. О. **1964**. Запас жизнеспособных семян в почве мелко-злаково-разнотравного луга при различных мерах воздействия. Бот. ж., 49, 11.

Донскова А. А. **1968**. Жизненный цикл клевера сходного (*Trifolium ambiguum* M. B.) в условиях высокогорий Кавказа. Бюлл. МОИП, отд. биол. 73, 4.

Егорова В. Н. **1973**. Влияние режима хозяйственного использования на численность и возрастной спектр популяций ежи сборной на окских лугах. Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 6.

Ермакова И. М. **1972**. Онтогенез и возрастной состав популяций луговой овсяницы *Festuca pratensis* Huds. Канд. дис. М.

Жукова Л. А. **1966**. Возрастной состав популяций луговика дернистого на окских лугах при разных способах их использования. В кн.: Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Пермь. — **1967**. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на окских лугах. Канд. дис. М. — **1972**. Влияние климатических и антропогенных факторов на онтогенез и возрастной состав популяций луговика дернистого в поймах. В кн.: Растительность речных пойм, методы ее изучения и рационального использования. Тез. докл. I Всесоюзн. конференции. Уфа.

Завадский К. М. **1954**. О причинах выпада растений в гнездовых посевах различной плотности в зависимости от размеров гнезд и условий минерального питания. Бот. ж., 4, 39. — **1968**. Вид и видообразование.

Заугольнова Л. Б. **1971**. Численность и возрастные спектры ценопопуляций ясеня обыкновенного в фитоценозах лесной и лесостепной зоны европейской части СССР. Бюлл. МОИП, отд. биол., 76, 6.

Злобин Ю. А. **1976**. Исследование механизмов, определяющих межвидовые ассоциированности и фитоценотическую структуру растительного покрова. Бот. ж., 61, 4.

Ивашкевич Б. А. 1929. Девственный лес, особенности его строения и развития. Лесное хозяйство и лесная промышленность, 10—12.
Измайлова З. М. 1974. Изучение популяций овсяницы овечьей (*Festuca ovina* L.) на высокогорных пастбищах Азербайджана. Тез. докл. VI Всесоюзн. совещ. по высокогорьям. Ставрополь.
Камышев Н. С. 1969. К проблеме установления агропопуляций. Бот. ж., 57, 2.
Карпов В. Г. 1969. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги.
Кожевникова Н. Д. 1974. К характеристике возрастного состава популяции ели Шренка у верхнего и нижнего предела еловых лесов в хребте Терскей Ала-Тоо. В кн.: Биотические компоненты наземных экосистем Тянь-Шаня. Фрунзе. — 1976. Особенности возрастного спектра ценопопуляций темнохвойных древесных пород (на примере ели Шренка). В кн.: Экология и биология ельников Тянь-Шаня. Фрунзе.
Кожевникова Н. Д., Н. В. Трулевич. 1971. Сухие степи Внутреннего Тянь-Шаня.
Колесников Б. П. 1956. Кедровые леса Дальнего Востока. Тр. Дальневосточного филиала АН СССР, 2, 4.
Колпиков Д. И. 1960. О некоторых особенностях реагирования на засуху растений в условиях фитоценозов засушливой степи. В кн.: Физиология устойчивости растений. М. — 1971. Опыт эколого-физиологической оценки особенностей приспособлений к засухе телаксерофитоидов и гигроксерофитов. В кн.: Физиология засухоустойчивости растений.
Комин Г. Е., И. В. Семечкин. 1970. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации. Лесоведение, 2.
Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. 1976. Ч. 3.
Кондратьева Н. В., О. А. Кислова. 1977. Возрастная изменчивость *Nostoc linkia* (Roth) Born. et Flah. in sensu Elenk. f. *muscorum* (Ag.) Elenk. (*Cyanophyta*) в условиях культуры. 2. Длина и форма вегетативных клеток. Укр. бот. ж., 34, 4.
Корчагин А. А. 1976. Строение растительных сообществ. Полевая геоботаника, 5.
Куркин К. А. 1976. Системные исследования динамики лугов.
Курченко Е. И. 1974. Онтогенез и разногодичная изменчивость полевицы тонкой. В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. Изд. МГПИ им. В. И. Ленина. М.
Ломакина Г. А. 1974. Онтогенез, численность и возрастные спектры популяций осоки толстостолбиковой (*Carex pachystylis* Gay.). Канд. дис. М.
Любарский Е. Л. 1967. Экология вегетативного размножения высших растений. — 1976. Ценопопуляции и фитоценоз.
Мазинг В. В. 1973. Что такое структура биогеоценоза. Проблемы биогеоценологии.
Мамаев С. А. 1973. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений.
Матвеев А. Р. 1972. Большой жизненный цикл *Phleum pratense* L. Бюлл. МОИП, отд. биол., 77, 3.
Марков М. В. 1976. Проявление пластичности и состав популяций пастушьей сумки в посевах разных полевых культур. Бюлл. МОИП, отд. биол., 81, 4.
Маркова С. А. 1968. Опыт экспериментального изучения причин самоизреживания многолетних травянистых растений в одновидовых сообществах. Пробл. бот. X.
Маркова С. А., М. В. Марков. 1976. Сравнительное изучение желтушника левкойного, выросшего из семян перезимовавших и яровых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 81, 2.
Михайлова Н. Ф. 1975. Размещение особей одного вида относительно особей другого вида — эдификатора (к проблеме фитогенного поля). Канд. дис. М.
Миркин Б. М., А. В. Денисова, В. В. Гаврилова. 1970. Возможности экологической, фитоценотической и биологической интерпретации межвидовых сопряженностей. Бюлл. МОИП, отд. биол., 72, 2.
Наумов Н. П. 1945. Географическая изменчивость динамики численности и эволюция. Ж. общей биологии, 1. — 1955. Видовое население, его структура и отношения со средой (у животных). Вестн. МГУ, сер. физ.-мат. и ест. наук, 9, 6. — 1962. Популяционная экология и ее основные проблемы. Вопросы экологии, 4. Киев.
Нечаева Н. Т. 1958. Динамика пастбищной растительности Каракумов в связи с метеорологическими условиями.
Нечаева Н. Т., С. Я. Приходько. 1966. Искусственные зимние пастбища в предгорных пустынях Средней Азии.
Ниценко А. А. 1962. Наблюдения над изменениями травяного покрова лугов и луговых полян в разные годы. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3, 1.
Новичкова-Иванова Л. Н. 1976. Моховые синузии пустыни Каракум (популяционная структура и продуктивность). Бот. ж., 61, 8.
Одум Ю. 1975. Основы экологии.
Овчинников Н. Ф. 1967. Категория структуры в науках о природе. В кн.: Структура и формы материи. М.
Петровский В. В. 1961. Синузии как формы совместного существования растений. Бот. ж., 46, 11.

Плотников В. В. 1977. Онтогенез и строение спорофита *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (*Huperziaceae*) на южном Урале. Бот. ж., 62, 7.

Пошкурлат А. П. 1973. Горицветы СССР. Автореф. док. дис. М.

Придня М. В. 1975. О генетической структуре популяций и семей кавказской пихты в Кавказском заповеднике. Бюлл. МОИП, отд. биол., 53, 4.

Продуктивность луговых сообществ. 1978.

Проскурякова Г. М. 1968. О количественных соотношениях доминантов степной растительности Большого Балхана. Бот. ж., 53, 4.

Работнов Т. А. 1945. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. Бот. ж., 30, 4. — 1947а. Определение возраста и длительности жизни у травянистых многолетних растений. Усп. совр. биол. 24, 4. — 1947б. О длительности жизни *Agasyllis latifolia* (M. B.) Boiss. и *Libanotis montana* All. ДАН СССР, 58, 1. — 1949. Основные вопросы и методы изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений и состава популяций. Науч.-метод. зап. глав. управ. заповедн., 21. — 1950а. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. Пробл. бот. 1. — 1950б. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — 1955. Разногодичная изменчивость лугов. Бюлл. МОИП, отд. биол., 60, 3. — 1956. Некоторые данные о содержании всхожих семян в почвах луговых сообществ. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М. — 1958а. К методике изучения содержания всхожих семян в почвах лугов. Бот. ж., 43, 11. — 1958б. Семенное размножение на лугах. Вестн. с.-х. наук, ВАСХНИЛ, II. — 1962. Изменчивость луговых ценозов и ее значение для практических геоботанических исследований. В кн.: Геоботаническое изучение лугов, 4. Минск. — 1966. Об эколого-биологическом и ценотическом своеобразии видов на примере луговых растений. Естественные кормовые угодья СССР. Тр. МОИП, 27. — 1968. Флюктуационная изменчивость фитоценозов. В кн.: Материалы по динамике растительного покрова. Владимир. — 1969. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций. Бюлл. МОИП, отд. биол., 74, 1. — 1973. Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. — 1974. Луговедение. — 1975а. О циклической изменчивости фитоценозов. Экология, 5. — 1975б. Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 80, 2.

Раменский Л. Г. 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель.

Рустамов И. Г. 1966. К характеристике возрастного состава популяций пустынных полукустарников. Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 1.

Рысин Л. П., Т. Н. Казанцева. 1975. Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях. Бот. ж., 60, 2.

Рысин Л. П., Г. П. Рысина. 1966. Опыт популяционного анализа лесных сообществ. Бюлл. МОИП, отд. биол., 71, 1.

Саурина Н. И. 1972. Динамика численности и возрастного спектра некоторых ценопопуляций *Ranunculus acris* и *R. auricomus* L. Бюлл. МОИП, отд. биол., 77, 5.

Сахадзе М. Е. 1968. К изучению жизненного цикла растений Ширакской бородачевой степи. Тр. инст. ботаники АН Груз. ССР, 26, сер. геобот., 3.

Семенова-Тяньшанская А. М. 1966. Динамика степной растительности.

Серебрякова Т. И. 1971. Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 76, 1.

Сетров М. И. 1971. Организация биосистем. Методологический очерк организации живых систем. — 1975. Информационные процессы в биологических системах.

Синская Е. Н. 1958. Проблема популяций у высших растений. Вестник ЛГУ, сер. биол., 9, 2.

Смирнова О. В. 1968. Жизненные циклы, численность и возрастной состав популяций основных компонентов травяного покрова дубрав. Канд. дис. М. — 1974. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросом самоподдержания популяций. В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. Изд. МГПИ им. В. И. Ленина. М. — 1976. Анализ фитоценотической структуры синузии дубравного широкотравья. В кн.: Структура и динамика растительного покрова.

Смирнова О. В., Н. А. Торопова. 1974. О сходстве жизненных циклов и возрастного состава популяций некоторых длиннокорневищных растений дубрав. В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. Изд. МГПИ им. В. И. Ленина. М.

Станюкович К. В. 1961. Влияние возрастного состава ведущих растений на производительность полынных пастбищ. С. х. Тадж., 9. — 1963. Полынные пустыни и возрастной состав их эдификаторов.

Сукачев В. Н. 1941. О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие. ДАН СССР, 30, 8.

Сукачев В. Н., В. Н. Дылис. 1964. Основы лесной биогеоценологии.

Сукачев В. Н., Г. И. Поплавская. 1927. Растительность Крымского заповедника. В кн.: Крымский государственный заповедник, его природа, история и значение. М.

Торопова Н. А. 1977. Структура и динамика фитогенного поля ценопопуляций *Mercurialis perennis* L. и особенности взаимоотношений с *Aegopodium podagraria* L. Автореф. канд. дис., М.

Трулевич Н. В. **1963.** Возобновительные процессы на сухостепных пастбищах внутреннего Тянь-Шаня. Канд. дис., М.
Уатт К. **1971.** Экология и управление природными ресурсами.
Уильямсон М. **1975.** Анализ биологических популяций.
Уранов А. А. **1960.** Жизненное состояние вида в растительном сообществе. Бюлл. МОИП, отд. биол., 65, 3. — **1965.** Фитогенное поле. В кн.: Проблемы современной ботаники. Л.—М. — **1967.** Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия). В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М. — **1968.** К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе. В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М. — **1975.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. НДВШ, биол. науки, 2.
Уранов А. А., Н. М. Григорьева, В. Н. Егорова, И. М. Ермакова, А. Р. Матвеев. **1970.** Изменчивость и динамика возрастных спектров некоторых луговых растений. Тр. МОИП, 38.
Уранов А. А., Н. Ф. Михайлова. **1974.** Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. Бюлл. МОИП, отд. биол., 79, 5.
Уранов А. А., О. В. Смирнова. **1969.** Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 74, 1.
Фаликов Л. Д. **1976.** Модели размещения и сопряженности древесных видов в фитоценозах дубравы. В кн.: Биота основных геосистем Центральной лесостепи. М.
Фрей Т. А.-Э. **1968.** Некоторые математические и фитоценотические аспекты изучения характера размещений в фитоценозе. Уч. зап. Тартуского унив., 211.
Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). **1976.**
Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). **1977.**
Шварц С. С. **1959.** О возрастной структуре популяций млекопитающих. Тр. Уральского отд. МОИП, 2. — **1963.** Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения. Зоол. ж., 42, 3. — **1969.** Эволюционная экология животных. Тр. Инст. экологии раст. и животн. Уральск. фил. АН СССР, 65. — **1970.** Диалектика развития на уровне организма и популяции. Зоол. ж., 49, 4.
Шмальгаузен И. И. **1945.** Проблемы устойчивости органических форм (онтогенезов) в их историческом развитии. Ж. общей биологии, 1. — **1961.** Интеграция биологических систем и их саморегуляция. Бюлл. МОИП, отд. биол., 66, 2.
Шорина Н. И. **1965.** Характеристика природных зарослей безвременника великолепного в Западном Закавказье и возможности их эксплуатации. Раст. ресурсы, 1. — **1968.** Возрастные спектры и численность популяций безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясах Западного Закавказья. В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.
Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. **1977.**
Abrahamson W. G., M. Gadgil. **1973.** Growth form and reproductive effort in Goldenrods (*Solidago*, *Compositae*). Amer. Natur., 107.
Andel J. van. **1975.** A study of the population of the perennial plant species *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. Oecologia, 19.
Antonovics J. **1972.** Population dynamics of the grass *Anthoxanthum odoratum* on a zinc mine. J. Ecol., 60, 2.
Cole L. C. **1954.** The population consequenses of life history phenomena. Quart. Rev. Biol., 29, 2.
Crisp M. D., R. T. Lange. **1976.** Age structure, distribution and survival under grazing of the arid zone shrub *Acacia burkittii*. Oikos, 27.
Deevey E. S. **1947.** Life tables natural populations of animals. Quart. Rev. Biol., 22, 4.
Demetrius L. **1975.** Reproductive strategies and natural selection. Amer. Natur., 109, 967.
Gadgil M., W. H. Bossert. **1970.** Life historical consequences of natural selection. Amer. Natur., 104, 935.
Gadgil M., O. T. Solbrige. **1972.** The concept of *r* and *K* selection evidence from wild flowers and some theoretical considerations. Amer. Natur., 106, 947.
Grime J. P. **1973.** Competitive exclusion in herbaceous vegetation. Nature, 242, 5396.
Grubb P. J. **1976.** Maintenance of species richness in plant communities: the importance of regeneration niche. Biol. Rev., 152.
Harberd D. J. **1961.** Observations on population structure and longevity of *Festuca rubra* L. New Phytol., 60, 2. — **1967.** Observations on natural clones in *Holcus mollis*. New Phytol., 66, 3.
Harberd D. J., M. Owen. **1969.** Some experimental observation on the clone structure of a natural population of *Festuca rubra* L. New Phytol., 68, 1.
Harper J. L. **1960.** Factors controlling plant numbers. The biology of weeds. Oxford. — **1967.** A Darvinian approach to plant ecology. J. Ecol., 55, 2. — **1968.** The regulation of numbers and mass in plant populations. Population biology and evolution. Syracuse. — **1970.** The population biology of plants. Population control. Harmondsworth—Middlesex. — **1977.** Population biology of plants. London—N. York—San-Francisco.
Harper J. L., G. Gajic. **1961.** Experimental studies of the mortality and plasticity of a weed. Weed. Res., 1, 2.

Harper J. L., J. H. McNaughton. **1962**. The comparative biology of closely related species living in the same area. VII. Interference between individuals in pure and mixed populations of *Papaver* species. New Phytol., 61, 2.
Harper J. L., J. Ogden. **1970**. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. J. Ecol., 58, 3.
Harper J. L., J. White. **1970**. The dynamics of plant populations. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Number Popul. (Oosterbeek). — **1974**. The demography of plants. Annual Review of Ecol. and System., 5.
Jacquard P. **1970**. Study of the social relations between seven forage species at two trophic levels. Proc. XI Intern. grassland Congress.
Kershaw K. A. **1963**. Pattern in vegetation and its causality. Ecology, 44, 2. — **1974**. Quantitative and dynamic plant ecology. London.
Kerster H. W. **1968**. Population age structure in prairie forb *Liatris aspera*. Bioscience., 18, 5.
Levin S. A. **1974**. Dispersion and population interaction. Amer. Nat., 108, 960. — **1976**. Population dynamic models in heterogenous environments. Am. Rev. Ecol. Syst., 7.
May R. M. **1973**. Stability in randomly fluctuating versus deterministic environments. Amer. Natur., 107, 957.
McNaughton S. L. **1975**. *r* and *K* selection in *Typha*. Amer. Natur., 109, 967.
Murphy G. J. **1968**. Pattern in life history and environment. Amer. Natur., 102, 927.
Ogden J. **1970**. Plant population structure and productivity. Proc. N. Z. Ecol. Soc., 17.
Platt W. J. **1976**. The natural history of a fugitive prairie plant (*Mirabilis hirsuta* (Pursh.) Mac M.). Oecologia, 22.
Platt W. J., I. M. Weis. **1977**. Resource partitioning and competition within a guild of fugitive prairie plants. Amer. Natur., 111, 979.
Putwain P. D., J. L. Harper. **1970**. Studies in the dynamics of plant populations. III. The influence of associated species on populations of *Rumex acetosa* L. in grassland. J. Ecol., 58, 1.
Putwain P. D., D. Machin, J. L. Harper. **1968**. Studies in the dynamics of plant populations. II. Components and regulation of a natural population of *Rumex acetosella* L. J. Ecol., 56, 2
Rěhak J. **1964**. Vývoj stromů a prorostnich útvarů v přirozených lesich. Ochrana přirody, 19, 7.
Roughton R. D. **1972**. Shrub age structures on a mule deer winter range in Colorado. Ecology, 53, 4.
Sarukhan J., J. L. Harper. **1974**. Studies on plant demography *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. J. Ecol., 61, 3.
Schaffer W. M. **1974**. Selection for optimal life histories: the effects of age structure. Ecology, 55, 2.
Sharitz R. R., J. McCormick. **1973**. Population dynamics of two competing annual plant species. Ecology, 54, 4.
Solbrige O. T., B. B. Simpson. **1974**. Components of regulation of a population of dandelious in Michigan. J. Ecol., 62, 2.
Sterk A. A. **1975**. Demographic studies of *Anthyllis vulneraria* L. in the Netherland. Acta Bot. Neerl., 24, 3—4.
Watt S. A. **1947**. Pattern and process in the plant community. J. Ecol., 35, 1—2.
Werner P. A. **1975a**. Predictions of fate from rosette size in Teasel (*Dipsacus fullonum* L.). Oecologia, 20. — **1975б**. The biology of Canadian weeds. 21. *Dipsacus sylvestris* Huds. Can. J. plant. Sci., 55. — **1976**. Ecology of plant populations in successional environments. System. Botany, 1, 3.
Werner P. A., H. Caswell. **1977**. Population growth rates and age versus stage distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). Ecology, 58, 5.
Williams O. B. **1966**. Population changes of the perennial tussock-grass *Dantonia caespitosa* Gaudich. in a semiarid environment between the years 1949 and 1965. Proc. Ecol. Soc. Aust., 1. — **1970**. Population dynamics of two perennial in Australian semiarid grassland. J. Ecol., 58, 3. — **1974**. Vegetation improvement and grazing management studies of the Australian arid zone. II. Animal production ed. Wilson, CSiRO, Melbourne.
Williams O. B., R. Roe. **1975**. Management of arid grasslands for sheep: plant demography of six grasses in relation to climate and grazing. Proc. Ecol. Soc. Aust., 9
Wit de C. T. **1960**. On competition. Versl. landbouwk. Ondez. Ned., 66, 8.

Проблемная биологическая лаборатория,
Москва.

Получено 13 XI 1978.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.89 (235.211)

М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков

НОВЫЙ ВИД РОДА *ELAEOSTICTA* FENZL *(UMBELLIFERAE)* ИЗ ЗАПАДНОГО ПАМИРО-АЛАЯ

M. G. PIMENOV, E. V. KLUYKOV. NEW SPECIES OF THE GENUS *ELAEOSTICTA* FENZL (*UMBELLIFERAE*) FROM WESTERN PAMIRO-ALAI

Elaeosticta seravschanica **Kljuykov et M. Pimen. sp. nov.** Plantae perennes monocarpicae, fere glabrae, tuberibus atro-fuscis vel subnigris, tuberculatis, elongatis vel subcylindraceis, basi 1—1.2 cm in diam., plerumque integris, raro lobatis. Caules solitarii, 60—120 cm alt., basi 4—6 mm in diam., teretes, tenuiter sulcati, in parte media et superiore synflorescentiam latam paniculatam formantes, ramis secundariis numerosis abbreviatis. Folia petiolis et rachidibus scabriusculis, radicalia longipetiolata, petiolis laminis subaequilongis, sectione transversali triangulatis, fasciculis conductoriis periphericis, laminis 12—26 cm lg., 6—12 cm lt., ambitu ovatis, tripinnatisectis, lobis terminalibus obovatis profunde pinnatifidus, lacinulis 2—5, lanceolatis vel ovatis apice vix mucronatis, caulina radicalibus similia sed minora, superiora ad vaginas lanceolatas acuminatas reducta. Umbellae centrales nullae, laterales 4—7-radiatae, radiis valde inaequilongis, ad 3—3.5 cm lg., involucris 4—5-phyllis, foliolis fuscescentibus lanceolatis brevibus, ad 2.5—3 mm lg., margine albo-marginatis. Umbellulae 8—12-radiolatae, pedicellis inaequilongis, fructificatione ad 4—5 mm lg., involucelli phyllis 4—5, lanceolatis, ad 1.5 mm lg. Flores calycibus edentatis, petalis flavo-viridibus, ovalibus, apice acuminatis, incurvis et tunc attenuatis, integris, univittatis, 0.8 mm lg. Fructus pallidebrunei, ambitu ovoidei, ca. 2 mm lg., basi subcordati vel rotundati, mericarpiis ca. 2 mm lg., 1 mm lt., stylopodiis plano-conicis, stylodiis brevibus, reflexis, jugis aequalibus subinconspicuis, taeniatis, vittis vallecularibus 4—5, angustis, commissuralibus 6, jugalibus solitariis minoribus, cellulis exocarpii magnis, leptodermaticis, radialiter elongatis, mesocarpii parenchymaticis, leptodermaticis, endocarpii tangentaliter elongatis, endospermiis ventre leviter concavis (fig. 1).

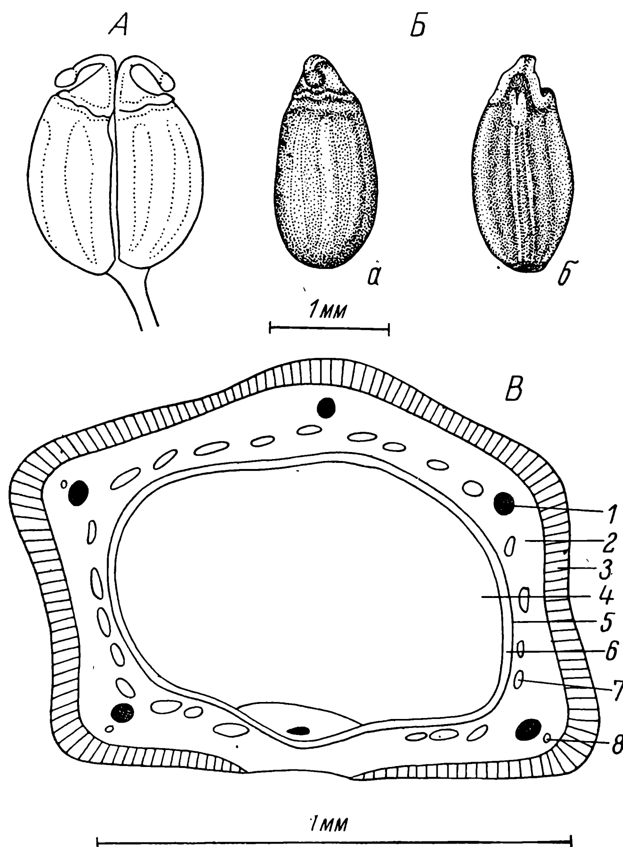
Typus. Uzbekistania, jugum Seravschanicum, inter Tersak et Amankutan. 23 V 1971. n⁰ 347. M. G. Pimenov, M. E. Pimenova, Ju. V. Baranova, L. I. Sdobnina. In Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS (LE) conservatur.

Paratypi. Uzbekistania, jugum Seravschanicum, prope Urgut. 26 VI 1974. n⁰ 327. Ju. V. Baranova (LE, MW); ibid., 30 V 1978. n⁰ 175. M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov (LE, MW).

Affinitas. Species nostra *Elaeostictae transitoriae* (Korov.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichom. similis, sed fructibus brevibus ovoideis, jugis latis taeniatis (nec filiformibus) et foliis laminis planis (nec fasciculatis), lacinulis latioribus, lanceolatis vel ovatis (nec anguste lineari-lanceolatis) differt.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова.

Получено 1 X 1978.



Плод *Elaeosticta seravschanica* Kljuykov et M. Pimen.

А — внешний вид сбоку; *Б* — внешний вид мерикарпия: *а* — со спинки, *б* — с брюшной стороны; *В* — поперечный срез через середину мерикарпия. *1* — проводящие пучки, *2* — мезокарпий, *3* — экзокарпий, *4* — эндосперм, *5* — эндокарпий, *6* — семенная оболочка, *7* — ложбиночные и комиссуральные секреторные канальцы, *8* — реберные секреторные канальцы.
Образец № 327, Узбекская ССР, Зеравшанский хребет, близ Ургута, 26 VI 1974, Ю. В. Баранова (MW).

УДК 005 : 581.9 (597)

Ву Нгуен Ты

РОД *Crypsinus* K. PRESL (*POLYPODIACEAE*) ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

VU NGUYEN TU. THE GENUS *CRYPSINUS* C. PRESL OF THE VIETNAMESE FLORA

Дан обзор видов рода *Crypsinus* K. Presl флоры Вьетнама. Описывается один новый вид и дается одна новая комбинация.

Крипсинус — род из сем. *Polypodiaceae*. Он описан Преслом в 1849 г. (Presl, 1849). Типом рода является *Crypsinus pyrolifolius* (Goldm.) Copel. Границы рода были уточнены Коупландом (Copeland, 1947), включавшим в него около 40 видов. Несмотря на то что род *Crypsinus* является естественным родом, ряд исследователей объединяли его с родом *Phymatodes* C. Presl, широко понимая последний (Tardieu-Blot, Christensen, 1941; Bir, Kamla Devi, 1968, и др.). Но большинство современных авторов ограничивают род *Phymatodes* (=*Phymatosorus* Pic. Ser., так как название *Phymatodes* K. Presl является номенклатурным синонимом приоритетного рода *Dipteris* Reinw.) группой видов, близких к типовому виду

Phymatodes scolopendria (Burm.) Ching, и признают самостоятельность рода *Crypsinus* (Holttum, 1954; Mehra, Bir, 1964; Crabbe, et al., 1975). Хотя роды *Crypsinus* и *Phymatosorus* близко родственны, они четко отличаются характерными признаками (см. таблицу).

Сравнительные признаки родов *Crypsinus* и *Phymatosorus*

	Crypsinus	*Phymatosorus* (*Phymatodes* auct.)
Чешуи корневища	Не клатратные, толстые	Клатратные, тонкие
Пластинка листа	Тонкая (ксероморфное строение)	Часто толстая
	Кожистая	Мясистая
	По краю хрящеватая	По краю не хрящеватая
Жилкование пластинки	Заметное	Незаметное

По данным Тардю-Бло и Кристенсена (Tardieu-Blot, Christensen, 1941), во флоре Вьетнама есть только род *Phymatodes*, а рода *Crypsinus* нет.

Руководствуясь различиями между родами (см. таблицу), необходимо 6 из 13 видов, относимых вышеупомянутыми авторами к роду *Phymatodes* флоры Вьетнама, перенести в род *Crypsinus*. Кроме того, из моей коллекции гербария мною был выделен один новый вид *Crypsinus tamdaoensis* Tu. Таким образом, во флоре Вьетнама насчитывается 7 видов рода *Crypsinus* K. Presl.

Crypsinus K. Presl, 1849, Epim. Bot.: 123; Copel. 1947, Gen. Fil.: 205; Holttum, 1954, Fl. Mal. 2 : 193. — *Phymatodes* K. Presl, 1836, Tent. Pterid.: 195, p. min. p., excl. typo; Tard.-Blot et C. Chr. 1941, in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine, 7, 9 : 467. — *Phymatopsis* J. Sm. 1875, Hist. Fil.: 104; Ching, 1964, Acta Phytotax. Sin. 9 : 179. — *Phymatodes* sect. *Phymatopsis* (J. Sm.) Ching, 1933, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping, 2 : 55. — *Phymatopteris* Pic. Ser. 1973, Webbia, 28, 2 : 460.

Корневище длинное, ползучее, покрытое чешуями. Чешуи обычно длинные, щитовидно прикрепленные выше расширенного основания, не клатратные (не решетчатые), бурые. Вайи голые. Пластинки тонкие, ксероморфные, по краю хрящеватые (у рода *Phymatosorus* Pic. Ser. они иные). Жилкование сетчатое, с отчетливыми боковыми жилками. Сорусы округлые, 1—2-рядные, с простыми, не щитовидными парафизами.

Typus: *Grypsinis pyrolifolius* (Goldm.) Copel. (*Polypodium pyrolifolium* Goldm.).

Распространение: Тайвань, Китай, Япония, Лаос, Кампучия, Вьетнам, Индия, Филиппины, Малайзия.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *CRYPSINUS* K. PRESL ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Вайи диморфные
   2. Фертильные вайи цельные, 7—15 см дл., 1—2 см шир., длинные или узколанцетные. Стерильные вайи цельные, 2—4 см дл., 1—2 см шир., овальные, почти кожистые . . . . 2. *C. rhynchophyllus*
   2. Фертильные вайи 3—7-лопастные, 30—50 см дл., 10—13 см шир., почти овальные. Стерильные вайи 3—5-лопастные, 30—33 см дл., 21—28 см шир., часто треугольные, толстые и кожистые . . . . 3. *C. trilobus*
1. Вайи мономорфные
   3. Пластинки цельные и ланцетные . . . . 1. *C. griffithianus*
   3. Пластинки перистонадрезанные
      4. Вайи жестковолосистые, пластинки тонкие . . . . 5. *C. nigrovenius*
      4. Вайи голые.

5. Сорусы находятся на поверхности вайи . . . .
. . . . 4. *C. oxylobus*

5. Сорусы погружены в ткань пластинки

6. Чешуи по краю бахромчатые или реснитчатые. Пластинка 5—7 (8)-лопастная . . . . 7. *C. tamdaoensis*

6. Чешуи по краю пильчатые. Пластинка 3—5-лопастная . .
. . . . 6. *C. cruciformis*

1. *Crypsinus griffithianus* (Hook.) Copel. 1947, Gen. Fil. : 206; Tagawa, 1966 Fl. East. Himal.: 491. — *Polypodium griffithianum* Hook. 1854, Ic. Pl. : t. 951; C. Chr. 1906, Ind. Fil. : 531. — *Pleopeltis griffithiana* (Hook.) Moore, 1857, Ind. Fil. : t. 78. — *Phymatopsis griffithiana* (Hook.) J. Sm. 1875, Hist. Fil. : 104. — *Polypodium majoense* C. Chr. 1916, in Léveille, Cat. Pl. Yunnan : 108. — *Phymatodes griffithiana* (Hook.) Ching, 1933, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping, 3 : 71; Tard.-Blot et C. Chr. 1941, in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine, 7, 9 : 472. — *Phymatopteris griffithiana* (Hook.) Pic. Ser. 1973, Webbia, 28, 2 : 462.

Typus: «India: on tree, Boutan and Mishmee, Griffith».

Исследованные образцы (specimina examinata). Hoang lien son, huyen Sapa: O qui ho, bam tren cay (epiphyte), 2600 m alt., 23 X 1976, Tu Hiep Nhan n⁰ 125; Sapa, 22 X 1976, Tu Hiep Nhan n⁰ 76; prov. Nha trang, forêt 420 m alt., 28 V 1922, M. Poilane n⁰ 3828; ibid., 2 VII 1922, id. n⁰ 4275.

Распространение. Вьетнам: Хоангльеншон (Sapa, Phan si pan); Каоланг (Pia ouac); Фухань (Nha trang). — Общ. распр.: Бирма, Китай, Индия, Лаос, о. Калимантан (Борнео).

2. *Crypsinus rhynchophyllus* (Hook.) Copel. 1947, Gen. Fil.: 206.— *Polypodium rhynchophyllum* Hook. 1854, Ic. Pl. : t. 954; C. Chr. 1906, Ind. Fil.: 540, Wu, Wong a. Pong 1932, Polyp. Yaosh. : Pl. 131. — *Pleopeltis rhynchophylla* (Hook.) Moore, 1857, Ind. Fil. : t. 77. — *Phymatopsis rhynchophylla* (Hook.) J. Sm. 1875, Hist. Fil. : 104. — *Polypodium drymoglossoides* Christ, 1906, Bull. Géogr. Bot. (Le Mans) 66 : 104. — *P. whitfordii* Copel. 1906, Phil. Journ. Sci. I, suppl. 4 : 256, t. 4. — *Pleopeltis whitfordii* (Copel.) v. Ald. v. Ros. 1909, Bull. Dep. Agric. Ind. Néer 27 : 6. — *Phymatodes rhynchophylla* (Hook.) Ching, 1933, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping, 3: 69; Tard.-Blot et C. Chr. 1941, in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine, 7, 9 : 471. — *Phymatopteris rhynchophylla* (Hook.) Pic. Ser. 1973, Webbia, 28, 2 : 464.

Typus: «Assam, mrs. Mack».

Исследованные образцы (specimina examinata). Cao lang, huyen Nguyen binh, nui Pia ouac, phu sinh, 23 VI 1976, Biên Do n° 72; mont Lang bian : Cascade, après Dankia, 1400 m alt., 14 II 1914, A. Chevalier n° 30771; Sapa: Phan si pan, 2500 m alt., VIII 1942, A. Pételot n° 7941.

Распространение. Вьетнам: Хоангльеншон (Sapa, O qui ho, Phan si pan); Каоланг (Pia ouac, Le pou nhon); Биньтитхен (Dent du Tige); Ламдонг (Da lat, Lang bian, Brain). — Общ. распр.: Индия, Филиппины.

3. *Crypsinus trilobus* (Houtt.) Copel. 1947, Gen. Fil. : 206; Holttum, 1954, Fl. Mal. 2 : 197. — *Polypodium trilobum* Houtt. 1783, Hist. Nat.: 14 — *P. incurvatum* Bl. 1828, Enum. Pl. Jav. : 126; id. 1828, Fl. Jav. Fil.: t. 65; C. Chr. 1906, Ind. Fil.: 535. — *Pleopeltis incurvata* (Bl.) Moore, 1860, Gard. Chron. : 1105. *Phymatodes incurvata* (Bl.) J. Sm. 1866, Ferns Brit. a. For. : 94. — *Phymatopsis incurvata* (Bl.) J. Sm. 1875, Hist. Fil. : 105. — *Phymatodes triphylla* C. Chr. et Tard.-Blot, 1939, Not. Syst. 8 : 190; Tard.-Blot et C. Chr. 1941, in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine, 7, 9 : 470. — *Phymatopsis triloba* (Houtt.) Ching, 1964, Acta Phytotax. Sin. 9, 2 : 194. — *Phymatopteris triloba* (Houtt.) Pic. Ser. 1973, Webbia, 28, 2 : 465.

Typus: «Java: Batavia».

Исследованные образцы (specimina examinata). Prov. Nha trang: mont Mère et l'Enfant, 1600 m alt., 18 V 1923, M. Poilane n° 6521; régione Nha trang, 1200 m alt., 19 V 1922, M. Poilane n°n° 3435 et 3537; Nha trang, 26 VI 1922, M. Poilane n° 4143; entre Song tan et Do ut, forêt 1400 m alt., 27 V 1922, M. Poilane n° 3787; mont Ba na, 1500 m alt., VIII 1920, Dr. Sallet, sine num.

Распространение. Вьетнам: Тхуанхай (Bana); Фухань (Nha trang); Ламдонг (Dijring, Da lat, Lang bian). — Общ. распр.: Лаос, Кампучия, Малайзия, Индонезия, Филиппины.

4. *Crypsinus oxylobus* (Wall. ex Kunze) Sledge, 1960, Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Bot.) 2 : 145. — *Polypodium oxylobum* Wall. ex Kunze, 1851, Linnaea, 24 : 255. — *P. trifidum* D. Don, 1825, Prodr. Fl. Nepal. : 3, non Hoffm. (1790). — *Pleuridium oxylobum* (Wall. ex Kunze) J. Sm. 1866, Ferns Brit. a. For. : 96. — *Pleopeltis malacodon* Bedd. 1876, Ferns Brit. Ind. : pl. 387. — *Polypodium hastatum* var. *oxylobum* (Wall. ex Kunze) Clarke, 1885, Trans. Linn. Soc. 2, Bot. I : 563; C. Chr. 1906, Ind. Fil. : 532. — *P. podobasis* Christ, 1895, Bull. Géogr. Bot. (Le Mans) 66 : 106. — *Pleopeltis trifida* (D. Don) Bedd. 1897, Handb. Suppl. : 96. — *Phymatodes oxyloba* (Wall. ex Kunze) K. Presl ex Ching, 1933, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping, 2 : 67; Tard.-Blot et C. Chr. 1941, in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine, 7, 9 : 474. — *Phymatopteris oxyloba* (Wall. ex Kunze) Pic. Ser. 1973, Webbia, 28, 2 : 464.

Typus: «Kumaon, alt. 7000 feet, Wallich».

Исследованные образцы (specimina examinata). Hoang lien son : Sapa, O qui ho, 2600 m alt., 23 X 1976, Tu Hiep Nhan n°n° 118 et 122; mont Phan si pan, 2500 m alt., epiphyte, VIII 1942, A. Pételot n° 8011; Nha trang, 29 VI 1922, M. Poilane n° 4223; Da lat, èpiphyte, Mr. Schmid, n° 289.

Распространение. Вьетнам: Хоангльеншон (Phan si pan, Sapa); Фухань (Nha trang); Ламдонг (Lang bian, Da lat). — Общ. распр.: Тайвань, Китай, Япония, Индия, Кампучия, Филиппины.

5. ***Crypsinus nigrovenius* (Christ) Tu, comb. nov.** — *Polypodium shensiense* Christ var. *nigrovenium* Christ, 1906, Bull. Géogr. Bot. (Le Mans) 66 : 106. — *P. nigrovenium* (Christ) Ching, 1930, Bull. Fan Mem. Inst. Biol. I : 150. — *Phymatodes nigrovenia* (Christ) Ching, 1933, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping, 2 : 79; Ching, 1934, Ic. Fil. Sin. 2 : pl. 100; Tard.-Blot et C. Chr. 1941, in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine 7, 9 : 472. — *Phymatopsis nigrovenia* (Christ) Ching, 1964, Acta Phytotax. Sin. 9, 2 : 191. — *Phymatopteris nigrovenia* (Christ) Pic. Ser. 1973, Webbia, 28, 2 : 463.

Typus: «Hupeh: Changyang Hsien, leg. E. H. Wilson, sine die, n° 5341A».

Исследованные образцы (specimina examinata). Hoang lien son: Sapa, phu sinh, 2600 m alt., 10 XII 1968, Vu Nguyen Tu n° 15257.

Распространение. Вьетнам: Хоангльеншон (Sapa). — Общ. распр.: п-ов Корея, Япония, Китай.

6. *Crypsinus cruciformis* (Ching) Tagawa, 1952, Acta Phytotax. Geobot. 14 : 193. — *Polypodium cruciforme* Ching, 1930, Sinensia, I : 47. — *Phymatodes cruciformis* (Ching) Ching, 1933, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping, 2 : 77; Tard.-Blot et C. Chr. 1941, in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine 7, 9 : 475. — *Phymatopsis cruciformis* (Ching) Ching, 1964, Acta Phytotax. Sin. 9, 2 : 192. — *Phymatopteris cruciformis* (Ching) Pic. Ser. 1973, Webbia, 28, 2 : 462.

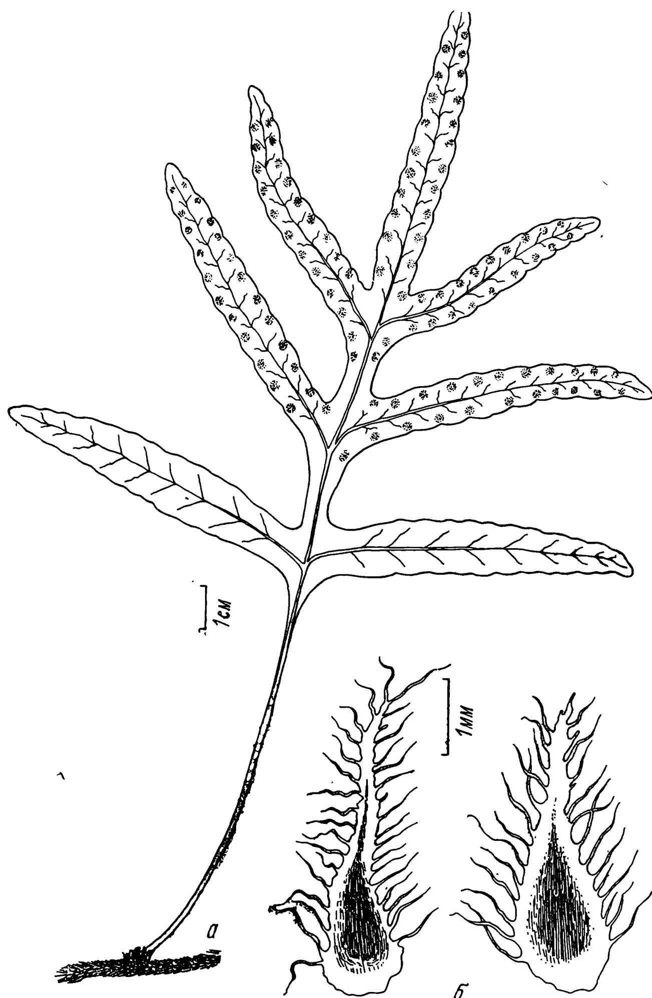
Typus: «China, prov. Kwantung».

Исследованные образцы (specimina examinata). Sapa: mont Song ta van, 1700 m alt., épiphyte, VIII 1933, A. Pételot n° 7853.

Распространение. Вьетнам: Хоангльеншон (Sapa); Каоланг (Pia ouac). — Общ. распр. Китай.

7. ***Crypsinus tamdaoensis* Tu, sp. nov.**

Planta epiphyta. Rhizoma repens, 4 mm in diam., paleis tectum. Paleae ad 3 mm lg., 1 mm lt., non clathratae, paleae juveniles flaventes, ma-



Crypsinus tamdaoensis Tu.

а — общий вид, *б* — чешуи корневища.

turae fuscentes, margine ciliatae vel fimbriatae, apice gradatim acutatae, supra basin dilatatam peltato-affixae. Frondes monomorphae. Petiolus glaber, 6—13 cm lg., canaliculatus, basi articulatus. Laminae pinnatisectae, 9—17 cm lg., 9—16 cm lt., 5—7 (8)-lobatae, coriaceae, glabrae. Lobi 5—10 cm lg. ,0.8—1.5 cm lt., margine indistincte crenati. Sori orbiculati (vel oblongi), ad margines loborum approximati, in foveolis laminae immersi. Sporangia applanato-ovoidea, annulo e cellulis 14 praedito, stipite monosticho. Sporae reniformes, brunneae.

Typus: Vietnam, prov. Vinh phu, jugum Tam dao, in monte Dung dinh, 10 X 1975, Vu Nguyen Tu n° 14938, in Herb. Inst. Biol., Centri Nationalis Studiorum Scienticorum Vietnamensis (Ha noi) conservatur.

Affinitas: a specie proxima *C. cruciformis* (Ching) Tagawa magnitudine omnium partium et soris ad margines loborum propius collocatis bene differt.

Эпифитное растение. Корневище ползучее, 4 мм в диам., покрытое чешуями. Чешуи до 3 мм дл., 1 мм шир., не клатратные, молодые чешуи желтоватые, во взрослом состоянии бурые, с бахромчатым или реснитчатым краем, с широким основанием и постепенно заостренной верхушкой. Вайи мономорфные. Черешок голый, 6—13 см дл., желобчатый, с сочле-

нением в основании. Пластинки перисторассеченные, 9—17 см дл., 9—16 см шир., 5—7 (8)-лопастные, кожистые, голые. Лопасти 5—10 см дл., 0.8—1.5 см шир., по краю слегка городчатые. Сорусы округлые (или продолговатые), приближенные к краям лопастей, погруженные в ячейки пластинки. Спорангии уплощенно-яйцевидные, с кольцом, состоящим из 14 клеток, и с ножкой из одного ряда клеток. Споры почковидные, коричневые.

Тип. Вьетнам, пров. Виньфу, хребет Тамдао. на горе Зунгзинь, 10 X 1975, Ву Нгуен Ты n° 14938 (Ханой, Гербарий Биологического института Национального центра научных исследований Вьетнама).

Родство: от очень близкого вида *C. cruciformis* (Ching) Tagawa, хорошо отличается бо́льшими размерами всех частей и сорусами, расположенными ближе к краям лопастей.

ЛИТЕРАТУРА

Beddome R. H. (1863, 1864). The Ferns of Southern India. Madras. — Beddome R. H. (1883). A Handbook to the Ferns of British India, Ceylon and Malay Peninsula. Calcutta. — Bir S. S., Kamla Devi. (1968). Taxonomic revision of the Polypodiaceous genera of India. II: *Phymatodes* Presl. Bull. Bot. Surv. India, 10, 2 : 196—217. — Ching R. C. (1934—1937). Icones Filicum Sinicarum. Peiping, China. — Ching R. C. (1940). On Natural Classification of family *Polypodiaceae*. Sunyatsenia, 5 : 201—270. — Ching R. C. (1964). On the genera *Phymatopsis* J. Sm. and *Crypsinus* Presl. Acta Phytotax. Sin., 9, 2 : 179—197. — Christensen C. (1906). Index Filicum. Copenhagen. — Christensen C. (1913). Index Filicum, Suppl. 1906—1912. Copenhagen. — Christensen C. (1917). Index Filicum, Suppl. Prelim. pour les Années 1913—1916. Copenhagen. — Christensen C. (1934). Index Filicum, Suppl. Tertium pro Annis 1917—1933. Copenhagen. — Clarke C. B. (1880). A review of the Ferns of the Northern India. Trans. Linn. Soc. London (Bot.), I : 425—615. — Clarke C. B. (1888). On the Plants of Kohima and Muneypore. J. Linn. Soc. (Bot.), 25 : 1—107. — Copeland E. B. (1947). Genera Filicum. — Crabbe J. A., A. C. Jermy, J. T. Mickel. (1975). A new generic sequence for the pteridophyte herbarium. Fern Gaz., 11 (2 and 3) : 141—165. — Holttum R. E. (1954). Flora of Malaya, 2 : The Ferns. Singapore. — Hooker W. J., J. C. Baker. (1874). Synopsis *Filicum*. 2-nd ed., London. — Mehra P. N., S. S. Bir. (1964). Pteridophytic flora of Darjeeling and Sikkim (Himalayas). Res. Bull. Panjab. Univ., 15 : 70—181. — Nayar B. K. (1961). Ferns of India, III. Microsorium. Bull. Nat. Bot. Gard. Lucknow (India), 58 : 1—38. — Pichi-Sermolli R. E. G. (1965). Index Filicum, Suppl. quartum pro Annis 1934—1960. Utrecht. — Pichi-Sermolli R. E. G. (1973). Fragmenta Pteridologiae, IV. Webbia, 28, 2 : 445—477. — Pichi-Sermolli R. E. G. (1977). Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. Webbia, 31, 2 : 313—512. — Presl K. B. (1936). Tentamen Pteridographiae. Prague. — Sledge W. A. (1960). The *Polypodiaceae* and *Grammitidaceae* of Ceylon. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., 2, 5 : 133—158. — Tagawa M. (1954). Key to species of *Crypsinus* indigenous to Japan, Korea, Ryukyu and Taiwan. Acta Phytotax. Geobot., 15, 5 : 141—143. — Tagawa M. (1963). Coloured illustrations of the Japanese *Pteridophyta* : 163—165. — Tardieu-Blot, C. Christensen. (1941). Polypodioidées, in Lecomte, Flore Générale de l'Indo-Chine, 7, part. 2, fasc. 9. Paris.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 III 1979.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526 (575.3)

Н. П. Акульшина, О. Н. Елманова

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СОСТАВ, ЭКОБИОМОРФЫ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША ЭФЕМЕРОВЫХ ТРАВ В ПРЕДГОРЬЕ ПАМИРО-АЛАЯ

N. P. AKULSHINA, O. N. ELMANOVA. TAXONOMIC COMPOSITION, ECOBIOMORPHS AND ECOLOGICAL NICHE OF EPHEMERAL GRASSES AT FOOTHILLS OF PAMIRO-ALAI

Эфемерогенез — одно из характерных направлений адаптации мезофильных растений к аридным условиям субтропической полосы юга Средней Азии. В предгорье южного склона Гиссарского хребта (система Памиро-Алая) травы с эфемеровым ритмом развития составляют 42% всего видового состава. Среди трав преобладают терофиты и геофиты. По-разному реализуется эфемеризация у однодольных и двудольных травянистых растений. Обладая мезоморфной структурой и преимущественно осенне-зимне-весенней вегетацией, эфемеровые травы формируют сезонно-временную синузию. Оказавшись освобожденной в результате хозяйственной деятельности человека от ксерофильных верхних ярусов в ценозах шибляка и полукустарничковой пустыни, эфемеровая синузия приобрела на значительных пространствах в подгорных долинах и предгорье характер самостоятельных формаций интратемпоральных типов антропогенной растительности.

Лёссовые предгорья (адыры) южного склона Гиссарского хребта и Гиссарская долина предоставляют интересный материал для изучения своеобразной группы растений — эфемеров и эфемероидов, характерных для южной субтропической эфемерово-полынной полосы пустынь Средней Азии (Прозоровский, Малеев, 1947). Выделена здесь и своеобразная эфемеровая растительность (Ephemerophyta) — тип растительности, трудно поддающийся классификации и вследствие этого богатый синонимикой (Родин, 1963; К. Закиров, П. Закиров, 1969; Мельникова, 1971). Существование эфемерово-полынной полосы и типа эфемеровой растительности обусловлено историей формирования рельефа, климата, растительного покрова и всей экосистемы юга Средней Азии в четвертичный период в связи с отступлением Тетиса (Попов, 1963). Климат района исследования субтропический континентальный со средиземноморским (переднеазиатским) ритмом выпадения осадков. Среднее годовое количество осадков 638 мм. Основная часть выпадает весной, в марте—апреле. Летом, обычно с начала июня, когда среднесуточная температура воздуха поднимается до 26—28° (абсолютный максимум достигает 45°), поверхность почвы нагревается до 55—70°, а осадки фактически не выпадают, в течение 3—4 месяцев стоит знойная засуха. Выгорает травянистая растительность адыров — эфеметум — и низкотравная и крупнозлаковая полусаванна (Овчинников, 1940, 1957). Отдельные гемиксерофильные деревья и кустарники частично сбрасывают листву (Коровин, 1961; Запрягаева, 1964). Лишь кое-где зеленеют немногие травы — ксерофиты [тропофиты (Коровин, 1961)], как с ярко-зелеными листьями, например *Alhagi kirghisorum* Schrenk, *Capparis spinosa* L., так и сероопушенными — *Trichodesma incanum* (Bge.) DC., *Psoralea drupacea* Bunge. Зелеными в течение лета остаются группировки прибрежно-водной и луговой растительности вдоль рек, у выходов грунтовых вод и в ложбинах среди адыров: *Phragmites communis* Trin., *Calama-*

grostis pseudophragmites (Hall.) Koel., *Juncus brachytepalus* (Trautv.) V. Krecz. et N. Gontsch., *Carex diluta* M. B., *Mentha pamiroalaica* Boriss. и др.

Изученная нами флора предгорья и долины включает 808 видов, вошедших в «Определитель растений окрестностей Сталинабада» Ю. С. Григорьева (1953). Для предгорья ее можно считать местной флорой (Толмачев, 1974), видовой состав которой выявляли во время отдельных экскурсий и специальных сборов, а также путем кругогодичных наблюдений за сезонным развитием растений на пробных площадках в 1967—1971 гг. Особое внимание уделялось эфемеровым травам с целью определения их роли в растительном покрове и природных экосистемах данного района.

Систематический и эколого-биоморфологический анализ флоры показал следующий ее состав: папоротникообразные представлены 5 видами корневищных трав, голосемянные — 2 видами кустарниковой эфедры, цветковые — 801 видом, принадлежащим к 420 родам и 77 семействам. При классификации всего видового состава по биотипам Раункиера было выявлено преобладание терофитов — 43% (347 видов), гемикриптофитов — 28% (223), геофитов — 22% (182), и незначительное присутствие фанерофитов — 6% (47) и хамефитов — 1% (9). Обилие терофитов и геофитов характерно для аридных территорий (Raunkier, 1934), древнесредиземноморской флоры (Попов, 1963) и Области Древнего Средиземья (Овчинников, 1971), к которым относится исследуемый нами район. Ведущие биотипы трав в значительной своей части имеют эфемеровый ритм развития и составляют 42% от всех видов (808).

Для дальнейшего анализа в данной статье взяты только травянистые цветковые растения — ведущая группа данной флоры и растительности, отражающая основную тенденцию адаптивного эфемерогенеза. Среди 747 травянистых видов цветковых растений многолетники составляют 48% (359), однолетники — 47% (347), двухлетники — 5% (41). Характерно обилие малолетников. Большинство трав стержнекорневые — 62%, корневищные составляют 18%, рыхлодерновинные — 10, клубневые — 8 и прочие — 2%. Травы, имеющие эфемеровый ритм сезонного развития, составляют 46% (от 747 видов), из них эфемеры — 27%, эфемероиды — 19% (табл. 1). Из выявленных 77 семейств в табл. 1 приводятся лишь 33 семейства, в составе которых имеются эфемеровые виды.

Для подгорных долин и предгорья Гиссарского хребта в пределах Сурхандарьинской обл. В. А. Бурыгин и Л. Е. Маркова (1975) указывают 273 однолетника и 74 многолетника, а для адыров Западного Тянь-Шаня — 293 однолетника и 72 многолетника, имеющих эфемеровый ритм развития и осенне-зимне-весеннюю вегетацию. В наших списках приводится большее число эфемероидов. Это связано с тем, что мы включаем эфемероиды не только с осенне-зимне-весенней вегетацией, но также с зимне-весенней и весенне-раннелетней, т. е. геоэфемероиды (Поплавская, 1948).

Учитывая существующие принципиальные различия в адаптационных особенностях однодольных и двудольных трав и оценивая само происхождение однодольных как адаптацию к гидро- и геофилии (Тахтаджян, 1954, 1970), мы рассмотрели отдельно виды этих классов. Представлялось интересным выяснить, каким образом в различных систематических группах выразился процесс эфемерогенеза, как широко охвачены им травы в каждом классе и в отдельных семействах, каково участие эфемеровых трав в растительном покрове и в освоении различных экологических ниш данного района.

Выявлено, что среди всех однодольных травянистых растений (199 видов) преобладают многолетники — 66%, однолетники составляют 34%. Эфемеры-терофиты составляют 18% видов всего класса и отмечены только в сем. злаковых (табл. 1). Эфемероиды (25%) в большинстве своем представлены луковичными и клубневыми геофитами из сем. лилейных, ирисовых, амариллисовых, а также некоторыми корневищными злаками.

В классе двудольных (548 видов), напротив, большее число видов малолетники (однолетники — 50%, двулетники — 7%), многолетники со-

ТАБЛИЦА 1

Систематический состав эфемеров и эфемероидов во флоре Гиссарской долины и предгорья южного склона Гиссарского хребта

Семейства с эфемеровыми видами	Число видов в семействе	Эфемеры		Эфемероиды		Всего эфемеровых	
		число	%	число	%	число	%
Класс *Monocotyledoneae*							
Gramineae	87	35	40	9	10	44	50
Cyperaceae	46	—	—	4	9	4	9
Araceae	2	—	—	2	100	2	100
Liliaceae	21	—	—	21	100	21	100
Amaryllidaceae	8	—	—	5	63	5	63
Iridaceae	7	—	—	7	100	7	100
Orchidaceae	4	—	—	2	50	2	50
Всего	—	35	18	50	25	85	43
Класс *Dicotyledoneae*							
Chenopodiaceae	18	2	11	—	—	2	11
Caryophyllaceae	23	11	48	2	9	13	57
Ranunculaceae	29	6	20	13	45	19	65
Berberidaceae	2	—	—	2	100	2	100
Papaveraceae	9	5	55	4	45	9	100
Cruciferae	45	33	74	7	15	40	89
Crassulaceae	3	1	33	—	—	1	33
Rosaceae	19	—	—	1	5	1	5
Leguminosae	80	34	42	13	16	47	58
Geraniaceae	7	4	57	1	14	5	71
Linaceae	1	1	100	—	—	1	100
Rutaceae	6	—	—	3	50	3	50
Euphorbiaceae	10	3	30	—	—	3	30
Violaceae	4	1	25	3	75	4	100
Umbelliferae	30	7	23	15	50	22	73
Primulaceae	5	—	—	1	20	1	20
Plumbaginaceae	1	1	100	—	—	1	100
Gentianaceae	3	—	—	1	33	1	33
Boraginaceae	25	11	44	6	24	17	68
Labiatae	28	5	18	4	14	9	32
Scrophulariaceae	28	12	43	3	10	15	53
Plantaginaceae	2	—	—	1	50	1	50
Rubiaceae	18	12	66	—	—	12	66
Valerianaceae	7	5	71	—	—	5	71
Dipsacaceae	6	2	33	—	—	2	33
Compositae	88	16	18	8	9	24	27
Всего		172	31	88	16	260	47
Итого		207	27	138	19	345	46

Примечание. Названия всех таксонов даны по «Флоре Таджикской ССР» и «Флоре СССР».

ставляют 43%. Соответственно в этом классе больше и эфемеров — 31%; эфемероидов — 16% (табл. 1), в их составе стержнекорневых трав — 65, клубневых — 20, корневищных — 14 и прочих — 1%.

Приводимый в табл. 1 список 33 семейств, содержащих эфемеровые виды, показывает долю участия эфемеров и эфемероидов в каждом из семейств. Некоторые семейства представлены целиком или эфемероидами (*Araceae*, *Liliaceae*, *Berberidaceae*) или только эфемерами (*Linaceae*), в других эфемеровые травы составляют 5—89%. Прочие семейства цветковых исследованной флоры не имеют выраженного эфемерогенеза и в список, как уже отмечалось, не включены.

Для оценки гидрофильности трав представляет интерес характер их распределения по двум контрастным типам экотопов — околоводным и

водным, т. е. постоянно влажным и переувлажненным и сезонно-сухим. В этих двух контрастных экотопах выделены три экологические группы растений, занимающие три экологических ниши. 1. Растения водных, околоводных и достаточно влажных местообитаний, длительно вегетирующие без перерыва летней вегетации. Это — гидрофиты, гигрофиты, мезофиты и переходные между ними экологические группы. Всего 342 вида трав. 2. Растения сезонно-сухих экотопов, а именно лёссовых холмов (адыров), увлажняемых лишь атмосферными осадками, эфемеровые, с летним перерывом вегетации. Это — мезофиты, вегетирующие во влажный период, и ксеромезофиты, частично захватывающие вегетацией засушливый сезон. В этой группе 345 облигатно- и 10 факультативно-эфемеровых видов, всего 355. По данным Г. Вальтера (1968), среди эфемеров аридных зон можно встретить и гигроморфные виды с нежными листьями и виды с более ксероморфным строением, и густо опушенные, а также эфемеры с обликом суккулентов. Заметим, что это связано с различно выраженной способностью растений еще некоторый отрезок времени продолжать вегетацию в период уже наступившей засухи. Вальтер оценивает эфемеры как «буферную» группу, способную использовать любой влажный период, даже если он случается один раз в несколько лет. Мы присоединяемся к этой оценке Вальтера и хотим подчеркнуть гетерогенность эфемеров как по степени мезоморфности, так и по продолжительности и срокам вегетации, что имеет место и в нашем районе. 3. В третью группу трав включаются растения, также произрастающие на лёссовых холмах, типичные ксерофиты, длительно вегетирующие, без перерыва на время засухи. К этой группе относится лишь 50 видов трав. На лёссовых адырах, как и во влажных экотопах, наблюдается постепенный ряд переходных форм от мезофитов-эфемеров к типичным длительно вегетирующим ксерофитам. Такой экологический ряд проанализирован для нашего района Ю. С. Григорьевым (1955). Виды различной экологии последовательно вступают в фазы вегетации, так что цветущие растения можно обнаружить на адырах в течение всего лета.

Как оказалось, у однодольных и двудольных растений обнаружились явные различия при распределении их по трем экологическим нишам и экологическим группам растений в указанных двух пространственных экотопах. Во влажных экотопах произрастает 57% (114 видов) всех однодольных трав. Большинство из них, около 3/4 (72%), многолетники, преимущественно корневищные, прочие — мочковатокорневые однолетники.

Из двудольных трав во влажных экотопах произрастает 41% (228) их видового состава (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Распределение двудольных травянистых растений по экологическим группам и экологическим нишам в связи с ритмикой сезонного развития и продолжительностью жизни растений

Экологические группы растений и экологические ниши	Всего видов		Однолетники		Двулетники		Многолетники	
	число	%	число	%	число	%	число	%
Длительно вегетирующие в постоянно влажных местообитаниях (мезофиты и гигромезофиты)	228	41	100	44	23	10	105	46
Эфемеры и эфемероиды на сухих лёссовых предгорьях	270	50	172	63	10	4	88	33
Длительно вегетирующие на сухих лёссовых предгорьях (ксерофиты)	50	9	8	16	8	16	34	68
Всего	548	100	280	50	41	7	227	43

Преобладают стержнекорневые малолетники: 44% однолетников и 10% двулетников. Многолетники (46%) в основном стержнекорневые, корневищных меньше, имеется небольшое число клубневых трав.

В сезонно-сухих экотопах на адырах группа однодольных, напротив, менее разнообразна (43%, 85 видов). В ее составе 50 эфемероидов и 35 эфемеров (табл. 1). Эфемеровая группа двудольных на лёссовых предгорьях включает в себя 50% (270) видового состава всего класса (табл. 2). Среди них преобладают эфемеры (63%). Подавляющее большинство представителей двудольных этой группы — стержнекорневые, корневищные составляют лишь 14%, что в 2.5 раза меньше видового разнообразия корневищных двудольных, обитающих во влажных экотопах. Клубневые эфемероиды-геофиты составляют 20%, например *Bongardia chrysogonum* (L.) Boiss., *Corydalis ledebouriana* Kar. et Kir., *Scaligeria allioides* (Rgl. et Schmalh.) Boiss., *Eremostachys labiosa* Bunge и др.

К небольшой третьей экологической группе трав, длительно вегетирующих на адырах, относится лишь 9% (50) видов двудольных. В этой группе нет представителей однодольных, что явно свидетельствует о большей гидро- и геофилии травянистых представителей однодольных, о тяготении их к влажным экотопам и биоморфам эфемероидов.

Своеобразно и представительство отдельных семейств в различных экотопах по количеству видов и биоморфам. Видовое разнообразие злаков приблизительно одинаково в обоих местообитаниях. В этом семействе из 38 многолетников 29 произрастают во влажных и переувлажненных экотопах и только 9 эфемероидов и гемиэфемероидов освоили лёссовые адыры, доминируя в низкотравной и крупнозлаковой полусаванне (*Poa bulbosa* var. *vivipara* Koch, *Hordeum bulbosum* L., *Elytrigia trichophora* (Link) Nevski, *Botriochloa ischaemum* (L.) Henr., *B. caucasica* (Trin.) Henr., *Imperata cylindrica* (L.) P. B., *Stipa szowitsiana* Trin. и наряду с разнообразными однолетними злаками. Как уже отмечалось, только у злаков из всех однодольных сформировалась экобиоморфа терофита-эфемера. Сообщества злакового эфемеретума занимают значительные площади в предгорье. Здесь доминируют *Aegilops triuncialis* L., *Taeniatherum crinitum* (Schreb.) Nevski, *Bromus oxyodon* Schrenk, *Avena trichophylla* C. Koch и др. Они образуют на залежных участках в предгорье продуктивные скороспелые злаковые сообщества типа посевов — формации злакового эфемеретума.

Большинство осоковых занимает влажные экотопы. Лишь несколько эфемероидных осок с ползучими корневищами выходят на лёссовые предгорья и местами доминируют в полусаванновых фитоценозах (*Carex pachystylis* Gay, *C. stenophylloides* V. Krecz., *C. melanostachya* M. B., *C. turkestanica* Regel).

Своеобразна на лёссовых холмах группа геоэфемероидов (Поплавская, 1948) с зимне-весенней и ранне-весенней вегетацией [*Crocus korolkovii* Rgl. et Maw, *Juno bucharica* (Foster) Vved. *Eminium albertii* (Rgl.) Engl., виды *Eremurus* и другие травы из семейства лилейных, ирисовых, амариллисовых, ароидных]. Большинство геоэфемероидов в подземной части имеет луковицу, являющуюся одной из наиболее оптимальных и эволюционно подвинутых форм биоморфологической адаптированности трав к геофилии и эфемерии (Серебряков, 1962).

Длительно вегетирующие ксерофильные двудольные травы на адырах разнообразны по систематическому составу (*Compositae*, *Cruciferae*, *Leguminosae*, *Thymelaeaceae*, *Euphorbiaceae*, *Boraginaceae* и др.). Преимущественно они представлены (80%) глубокостержнекорневыми многолетниками-фреатофитами (*Chondrilla juncea* L., *Capparis spinosa* L., *Psoralea drupacea* Bunge, *Glycyrrhiza glabra* L.). Кроме того, в их состав входят растения с мощными корневищами (*Trichodesma incanum* Bunge, *Heteropappus canescens* (Nees) Novopocr. и др.); ксерофильные двулетники (*Cousinia polycephala* Rupr., *C. radians* Bunge) и некоторые однолетники (*Diarthron vesiculosum* (Fisch. et Mey.) C. A. Mey., *Euphorbia canescens* L., *Amberboa bucharica* Iljin, *Chrosophora hierosolymitana* Spreng.),

использующие в период засухи, вероятно, конденсационную влагу (Коровин, 1961; Родин, 1963). Следует также отметить ряд растений, которых трудно отнести к какой-то определенной группе. Они вели себя то как однолетники, то как двулетники или даже многолетники: *Erigeron khorossanicus* Boiss., *Medicago lupulina* L., *Anagallis arvensis* L., *Capsella bursa pastoris* (L.) Medic. и др. Во влажных экотопах они вегетируют почти круглый год, а на адырах высыхают с наступлением жары, как эфемеры. Эти особенности свидетельствуют о продолжающемся процессе эфемерогенеза и о большой адаптационной лабильности ряда трав, способных использовать разнообразные пространственные и временные экологические ниши. Они факультативны как в отношении экотопов, так и сроков сезонного развития.

У эфемеров исследованного района вегетация начинается или осенью (октябрь-ноябрь) после первых осенних дождей, или зимой в период оттепелей, или откладывается до весны, если предыдущие сезоны были неблагоприятные. Мы наблюдали массовое осеннее и частично весеннее прорастание эфемеров. Таким образом, многие эфемеры являются растениями-двуручками, они могут развиваться и как озимые, и как яровые. Решение вопроса биологии эфемеровых трав имеет длительную историю, которая прослеживается в трудах многих ботаников-исследователей Средней Азии, начиная с работ М. Г. Попова (1925) и, пожалуй, до последней сводки об осенне-зимне-весенних растениях юга Средней Азии В. А. Бурыгина и Л. Е. Марковой (1975). Эфемеры и многие эфемероиды субтропической полосы Средней Азии в настоящее время определяются как растения осенне-зимне-весенней вегетации. Как отмечалось выше, эфемеровые травы как травы осенне-зимне-весенней вегетации с возможным сдвигом ее начала в этом интервале отражают адаптационную сезонную лабильность мезофитов, способных динамично использовать благоприятный гидротермический (микро- и мезотермический) период года для своего развития в зоне пустынь. Мезоморфность и мезофильность эфемеров не отрицается никем из исследователей и вместе с тем эфемерность оценивается как одно из совершенных приспособлений к перенесению засухи и существованию в аридном климате. Согласно данным Е. П. Коровина (1961, с. 233), «эфемеры среди трав — это вторая индикаторная форма аридной зоны», и при этом «высшая форма эфемеризации растений пустынной зоны проявляется в эфемерах — однолетних скороспелых формах». Одновременно Коровин отмечает, что эфемеры по экологии и физиологии — типичные мезофиты, а с точки зрения их распространения — ксерофиты. К мезофитам их также относят А. П. Шенников (1938); А. В. Прозоровский (1940); А. А. Гроссгейм (1950); Ю. С. Григорьев (1955); Л. Е. Родин (1963); П. Н. Овчинников, Г. Т. Сидоренко, К. В. Станюкович (1968); П. Н. Овчинников, Г. Т. Сидоренко, Н. Г. Калеткина (1973); В. А. Бурыгин и Л. Е. Маркова (1977) и др. Однако широкое понимание ксерофитов как растений сухого климата позволяет относить к таковым и эфемеровые травы (Поплавская, 1948; Блюменталь, 1956; Пятаева, Гранитов, 1962; Мельникова, 1971). Так, И. Х. Блюменталь (1956) считает, что нельзя относить растения к той или иной экологической группе только по периоду вегетации, следует учитывать весь цикл, включая период полупокоя и покоя.

А. А. Гроссгейм (1950, с. 165) подчеркивает, что ксерофиты вегетируют в течение сухого сезона, а сменяющие их в том же местообитании растения влажного сезона уже не являются ксерофитами, и предлагает в связи с этим определять ксерофиты как «растения сухих местообитаний и сухого сезона». Он отмечает, что «псевдоксерофиты», по терминологии и в понимании П. А. Генкеля (1946), должны быть перенесены из ксерофитов в мезофиты, само название которых («псевдоксерофиты») в этом отношении вполне удачно. Далее, ссылаясь на А. Шимпера (Schimper, 1935), он оценивает в целом однолетность и эфемерность как бегство от засушливых условий — «бегство в лазейку влажного сезона сухих климатов», называя эфемеровые травы «дезертирами ксероморфогенеза». Эта оценка хорошо

известна также по работам А. П. Шенникова (1938) и А. В. Прозоровского (1940). Далее Гроссгейм предостерегает против «гипноза ксероморфогенеза», поскольку не менее широко в природе осуществляется мезоморфогенез и в развитии мезофитов имеются свои противоречия, движущие их эволюцию, создающие все новые адаптивные биоморфы мезофитов. С позиции мезоморфогенеза эфемеризацию следует оценивать как приспособление мезофитов к аридному климату через сдвиг срока вегетации на прохладно-влажный осенне-зимне-весенний сезон. Эфемеризация действительно представляет адаптацию растений к аридному климату путем ухода от засухи при сохранении мезофильной природы и приобретении растениями ряда биологических особенностей, связанных с переживанием засухи в состоянии покоя или полупокоя (Блюменталь, 1956; Пятаева, Гранитов, 1962), что свойственно этой специфической группе мезофитов — эфемеровым мезофитам.

«Гипноз ксероморфогенеза» уводит нас в данном случае от возможности различать в природе разнообразие направлений эволюции мезофильных биоморф и формируемых ими мезофильных синузий и типов растительности в аридных местностях. С позиции мезоморфогенеза такие аридные по географическому и топологическому положению типы растительности Средней Азии, как эфемеровая и слоевцовая (Коровин, 1961, с. 244), по биологии доминантов являются мезофильными. Разнообразные временные синузии и ряд самостоятельных пустынных ценозов на такырах с пойкилогидрическими доминантами (мхи, лишайники, грибы, водоросли), достаточно полно описанные в ряде работ (Базилевич, Родин, 1956; Родин, 1963; Новичкова-Иванова, 1977, и др.), вряд ли возможно относить к ксерофитным.

В целом в исследуемом районе мы выделяем следующие линии развития растительности: гидро-гигрофильную (водные и прибрежно-водные сообщества), мезофильную (тугаи, луга), эфемеровую (эфемеретум, низкотравная полусаванна, крупнозлаковая полусаванна), ксерофильную (фрагменты шибляка). Если выделить типы растительности от подгорных долин до высокогорья по высотному профилю южного склона Гиссарского хребта аналогично тому, как это было сделано нами при исследовании Дарвазского хребта (Акульшина, 1972), то к выше указанным линиям развития растительности следует добавить галофильную и криофильную. Гроссгейм (1950, с. 182) также отмечал, что в природе мощным потоком биоморфогенез идет несколькими равноценными и равноправными, иногда сливающимися струями, в том числе и ксероморфогенез, мезоморфогенез, гидроморфогенез, ореоморфогенез, термоморфогенез и т. д. при возможном преобладании какого-то направления на данной территории в определенный период.

Как оказалось, в районе нашего исследования лишь 50 видов двудольных трав-ксерофитов способны активно переживать засуху на адырах. Прочие 355 видов трав с эфемеровым ритмом развития и 342 вида из влажных экотопов не адаптированы к вегетации при резком атмосферном и почвенном дефиците влаги. Представители же эдификаторных ксерофитных полукустарничковой и древесно-кустарниковой синузий, фактически почти не сохранившихся в предгорье, имеют достаточную анатомо-морфологическую и физиолого-биохимическую адаптированность (Овчинников и др., 1961) к вегетации в засушливый период в подгорных долинах и предгорье Памиро-Алая.

В пустынной зоне несомненно преобладает ксерофильная линия развития растительности, но в соответствующих экологических нишах формируются интразональные типы гидро-, гигро- и мезофильной (например, тугаи, луга) растительности. Мезофитно-эфемеровые сообщества в долинах и предгорье представляют явления иного порядка. Они могут быть определены, на наш взгляд, как интратемпоральные, использующие сезонно-временную нишу на плакорах. В их становлении и современном существовании антропогенный фактор сыграл особую и своеобразную роль. В течение тысячелетий хозяйственная деятельность человека при-

водила к уничтожению ксерофитной эдификаторной синузии (Лавренко, 1956) в ксерофитном редколесье, (шибляке), и эфемерово-полынной пустыне (Титов, 1937; Овчинников, 1971; Бурыгин, Маркова, 1977, и др.). Человек способствовал превращению высокоавтономной, но подчиненной синузии эфемеровых трав из перечисленных типов, в полностью автономную синузию, господствующую в настоящее время на обширной территории в подгорных долинах и предгорье юга Средней Азии на месте перечисленных типов растительности. Здесь эфемеровые сообщества с редкими фрагментами исходных ценозов приобрели значение самостоятельных формаций антропогенных типов растительности.

ЛИТЕРАТУРА

Акульшина Н. П. (1972). Очерк растительности высокогорного Дарваза. Проблемы бот., 12. — Базилевич Н. И., Л. Е. Родин. (1956). О роли растительности в формировании и эволюции такыров Мешед-Мессерианской аллювиально-дельтовой равнины. В кн.: Такыры Западной Туркмении и пути их сельскохозяйственного освоения. М. — Блюменталь И. Х. (1956). К вопросу о классификации степей. В кн.: Ак. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.—Л. — Бурыгин В. А., Л. Е. Маркова. (1975). Зимневегетирующие растения Узбекистана и их эколого-биологические особенности. Ташкент. — Бурыгин В. А., Л. Е. Маркова. (1977). О роли антропогенных факторов в происхождении и развитии эфемеровой растительности Средней Азии. Бот. ж., 62, 1. — Вальтер Г. (1968). Растительность земного шара. М. — Генкель П. А. (1946). Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 5, 1. — Григорьев Ю. С. (1953). Определитель растений окрестностей г. Сталинабада. М.—Л. — Григорьев Ю. С. (1955). Сравнительно-экологическое исследование ксерофилизации высших растений. М.—Л. — Гроссгейм А. А. (1950). Теория ксероморфогенеза и некоторые вопросы истории флоры. Проблемы бот., 1. — Закиров К. З., П. К. Закиров. (1969). Принципы и номенклатура типологии растительности. Узб. бот. ж., 5. — Запрягаева В. И. (1964). Дикорастущие плодовые Таджикистана. М.—Л. — Коровин Е. П. (1961). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана, кн. 1. — Лавренко Е. М. (1956). Травянистая растительность субтропических континентальных районов СССР. В кн.: Вопросы географии. М.—Л. — Мельникова Р. Д. (1971). Классификация растительности. В кн.: Растительный покров Узбекистана и пути его рационального использования, 1. Ташкент. — Новичкова-Иванова Л. Н. (1977). Почвенные и аэрофильные водоросли пустынь Джунгарской и Заалайской Гоби. Бот. ж., 62, 12. — Овчинников П. Н. (1940). К истории растительности юга Средней Азии. Сов. бот. 3. — Овчинников П. Н. (1957). Основные черты растительности и районы флоры Таджикистана. В кн.: Флора Таджикской ССР, 1. М.—Л. — Овчинников П. Н. (1971). Ущелье р. Варзоб как один из участков ботанико-географической области Древнего Средиземья. В кн.: Флора и растительность ущелья реки Варзоб. Л. — Овчинников П. Н., Ю. С. Насыров, Г. Т. Сидоренко, Л. Г. Брегетова. (1961). Основные итоги стационарного изучения растительности Таджикистана. Тез. докл. III совещ. по проблеме биокомплексов аридной зоны СССР, 2. Душанбе. — Овчинников П. Н., Г. Т. Сидоренко, Н. Г. Калеткина. (1973). Растительность Памиро-Алая. Душанбе. — Овчинников П. Н., Г. Т. Сидоренко, К. В. Станюкович. (1968). Растительность. Атлас ТаджССР. — Поплавская Г. И. (1948). Экология растений.— Попов М. Г. (1925). Краткий очерк растительности Таджикистана. В кн: Таджикистан. Ташкент. — Попов М. Г. (1963). Основы флорогенетики. М. — Прозоровский А. В. (1940). Полупустыни и пустыни СССР. В кн.: Растительность СССР, 2. М.—Л. — Прозоровский А. В., В. П. Малеев. (1947). Азиатская пустынная область. В кн.: Геоботаническое районирование СССР. М.—Л. — Пятаева А. Д., И. И. Гранитов. (1962). К вопросу о природе эфемеров. Науч. тр. Ташкентского гос. унив. 193. — Родин Л. Е. (1963). Растительность пустынь Западной Туркмении. М.—Л. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. Л. — Титов В. С. (1937). Растительность Узбекистана. Соц. наука и техника, 5. — Толмачев А. И. (1974). Введение в географию растений. — Флора Таджикской ССР. (1957—1968). т. т. I—III. — Флора СССР. (1937—1964). т. т. VII—XXX. — Шенников А. П. (1938). Луговая растительность СССР. В кн.: Растительность СССР, 1. М.—Л. — Raunkier C. (1934). The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford. — Schimper A. F. W. (1935). Pflanzengeographie auf physiologischen Grundlage. Jena.

Сыктывкарский государственный университет,
Таджикский государственный университет.

Получено 8 VI 1978.

УДК 58 (470.41)

В. В. Туганаев, Т. П. Ефимова

ВОЗДЕЛЫВАЕМЫЕ КУЛЬТУРЫ И ИХ ЗАСОРИТЕЛИ В РАЙОНЕ СРЕДНЕВЕКОВОГО ГОРОДИЩА БУЛГАР (ТАТАРСКАЯ АССР)

V. V. TUGANAEV, T. P. EFIMOVA. TILLED LAND CULTURES AND THEIR CONTAMINATORS IN THE REGION OF MEDIEVAL TOWN BULGAR (TATAR A. S. S. R.)

В XIV в. в Закамье Татарии, согласно материалам городища Булгар, в большом количестве возделывались полба-двузернянка, просо и мягкая пшеница. Засоренность посевов была значительной. В качестве основных засорителей выступали марь белая, горец вьюнковый, щетинник зеленый, неслия метельчатая и др. Земледелие велось по переложной системе. Всего в этноботанических материалах городища Булгар обнаружены семена и плоды 9 видов культурных растений, 48 — сорняков и 2 — дикорастущих деревьев и кустарников.

Городище Булгар (ныне г. Болгар), расположенное на левом берегу Волги в Куйбышевском р-не Татарской АССР и имевшее, по мнению ряда ученых, статус главного города домонгольской Волжской Булгарии (Смирнов, 1972; Фархутдинов, 1974; Хлебникова, 1975), в течение длительного времени является объектом внимания археологов.

При раскопках развалин этого исторического памятника неоднократно находили зерна, результаты ботанического анализа которых освещены в литературе (Кирьянов, 1955; Смирнов, Мерперт, 1954; Туганаев, 1972). В перечисленных литературных источниках содержатся сведения о 9 возделываемых культурах и 17 видах сорных растений.

В 1978 г. нам Булгарским историко-археологическим заповедником были переданы новые ботанические материалы из культурного слоя, датируемого XIV в. н. э. Материалы представляли собой остатки обгоревших плодов и семян культурных растений, хранившиеся в глиняных ямах. Анализу подвергнуто 25 образцов. Выделение мелких семян и плодов проведено просеиванием образцов через систему сит с диаметром отверстий от 10 до 0.5 мм по методике А. П. Расиньша (1959).

В анализированных образцах нами выявлены плоды и семена 59 видов растений, из которых 9 являются полевыми культурами, 48 — засорителями посевов и 2 — дикорастущими полезными растениями (см. таблицу).

Из возделываемых культур часто и в большом количестве встречались зерновки полбы двузернянки *Triticum dicoccon* (Schrank) Schübl. и проса *Panicum miliaceum* L., в небольшом количестве — ячмень *Hordeum vulgare* L. Эти виды составляют группу самых древних полевых культур Волжско-Камского региона (Туганаев, 1977). В настоящее время в районе, где располагалось городище Булгар, более или менее широко распространен лишь ячмень. Просо занимает очень небольшие площади, а полба не возделывается с 30-х годов текущего столетия.

Булгарцы были знакомы с культурой двух видов пшеницы — мягкой *Triticum aestivum* L. и карликовой *T. compactum* Host. Первый вид был широко распространен на полях Волжской Булгарии и прилегающей к ней территории, о чем свидетельствует частое нахождение их зерновок в материалах, обнаруженных во многих средневековых поселениях (Смирнов, Мерперт, 1954; Кирьянов, 1955, 1958; Туганаев, 1972, 1973, 1975; Туганаев, Фролова, 1975). Неслучайно арабский путешественник Ибн-Русте в перечне возделываемых булгарами культур на первое место поставил пшеницу: «Болгаре народ земледельческий и возделывает всякого рода зерновой хлеб, как-то пшеницу, ячмень и пр.» (Хвольсон, 1869, с. 21).

Карликовая пшеница на территории Волжской Булгарии отмечена лишь В. В. Туганаевым и Е. И. Барановым (1978). Зерновки этого вида найдены ими в материалах из булгарского городища Сувар, которое нахо-

ТАБЛ

Видовой состав растений в материалах городища

Вид	Номера									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Культурные растения										
Avena sativa L.	+	+	++		+	++	+	++	++	
Hordeum vulgare L.	+		+							
H. laguncuIiforme Bacht.						+				
Panicum miliaceum L.	+	+				+	+		+++	++
Pisum sativum L.							+++			
Secale cereale L.	+	++				+		++		
Triticum aestivum L.	+	++					+	++	++	
T. compactum Host	+		+	+	+++	+	+			+
T. dicoccon (Schrank) Schuebl.		+	++		++	++	+++	++	+++	+
Сорные растения										
Agrostemma githago L.						+	+			
Arenaria serpyllifolia L.										
Artemisia vulgaris L.										
Atriplex patula L.	+									
Cannabis sp.										
Centaurea cyanus L.										
C. jacea L.			+							
Chenopodium album L.	+	+				+		+		+
Ch. urbicum L.										
Convolvulus arvensis L.									+	
Echinochloa crus-galli (L.) Beauv.		+								
Elytrigia repens (L.) Nevski						+				
Festuca pratensis Huds.						+				
Galeopsis ladanum L.		+	+			+				
G. speciosa Mill.									+	
Galium aparine L.						+			+	+
Lamium amplexicaule L.	+									+
Lapsana communis L.										
Lepidium ruderale L.										
Lithospermum arvense L.										
Medicago lupulina L. (боб)										
Melandrium album (Mill.) Garcke.		+								
M. noctiflorum (L.) Fries										
Myosotis arvensis (L.) Hill										+
M. micrantha Pall.										
Neslia paniculata (L.) Desv.						+			+	
Origanum vulgare L.										
Poa annua L.		+								
P. pratensis L.										+
Plantago major L.										
Polygonum aviculare L.									+	
P. convolvulus L.	+		+			+			+	
P. lapathifolium L.	+					+				
Potentilla argentea L.										
Ranunculus polyanthemus L.										+
Rumex acetosa L.										+
R. acetosella L.										
Setaria glauca (L.) Beauv.						+				
S. viridis (L.) Beauv.	+								+	+
Silene vulgaris (Moench) Garcke	+					+			+	
Sinapis arvensis L.										
Solanum nigrum L.										
Sonchus arvensis L.										
Stachys neglecta Klok.		+				+			+	+
Thlaspi arvense L.						+				+
Urtica dioica L.										
Vaccaria pyramidata Med.									+	

ИЦА 1

Булгар XIV в. (Татарская АССР)

образцов														
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	**25**
+						++				+		+++	+	+
					+					+		+	+	+
							+							
+++			+				+	+	+			++	+	+
					+					+				
														+
+++					+					+		+	+++	+
+					+++	++			++	++		+	++	+
+									+	++		+	+	+
					+		+		+				+	+
												+		
												+		
												+		
			++											
												+		
+	+	+	+++								+++	++	+	+
												+		
													+	
		+												
+			+									+		
++				+	+							++	+	+
+												+	+	
												+		
												+		
			+								+		+	
			+											
+			+							+				
												+		
+		+	+									+	+	+
												+		
												+		
	+		+									+		
							+		+			++	+	+
												+		
			+											
							+							
			+									+		
												+		
												+		
++	+			+					+			++		
												+		
			+++											
												+		
											+	+		
												+		

Вид	Номера									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Viola arvensis Murr.										
Деревья и кустарники										
Malus silvestris Mill.										
Rubus idaeus L.										

Примечание. + — вид представлен в небольшом количестве, ++ — в большом количестве,

дилось на расстоянии всего нескольких десятков километров от Булгар. Указание на произрастание карликовой пшеницы в двух пунктах — явление не случайное и свидетельствует о том, что эта культура в средние века имела распространение не только в юго-западных районах СССР (Янушевич), 1976), но встречалась также в более восточных лесостепных и степных районах. В материалах из городища Булгар в большом количестве нами обнаружены зерновки овса *Avena sativa* L. Овес мог возделываться и как самостоятельная культура, но мог также получить широкое распространение благодаря полбе, которой он обычно сопутствовал. М. П. Прокопьев (1954) указывал, что в любом посеве полбы можно было найти несколько форм полбяных овсов.

Зерновки ржи *Secale cereale* L., вероятно, принадлежали яровой ржи (ярице). Рожь как культура, по-видимому, не возделывалась, так как зерновки ее встречаются единично и всегда в смеси с другими культурами. Из литературы также известно, что рожь на юго-востоке европейской России до появления русской колонизации не возделывалась (Советов, 1867; Вавилов, 1922).

В незначительном количестве найдены семена гороха *Pisum sativum* L., который, так же как и не обнаруженная нами чечевица *Lens esulenta* Moench, должен быть отнесен к числу распространенных культур, так как в ряде булгарских поселений, в том числе в городище Булгар (Туганаев, 1972), неоднократно находили значительное скопление семян обоих видов.

В одном из образцов найдено большое количество семян конопли *Cannabis* sp. Примесью к другим культурам является ячмень бутылковидный *Hordeum laguncuIiforme* Bacht., зерновки которого найдены в двух образцах. На территории европейской части СССР он пока найден лишь на юго-западе (Янушевич, 1976). Ячмень бутылковидный и пшеница карликовая — культуры, указывающие на наличие земледельческих связей народов Волжской Булгарии и причерноморских областей. Впрочем, такая связь исторически легко объясняется, поскольку булгары были выходцами из приазово-донских степей, пришедшими на Среднюю Волгу и в Прикамье в V—VIII вв. н. э. (Халиков, 1973).

Посевы булгарских земледельцев, по всей вероятности, отличались высокой засоренностью. Нами подсчитано, что на каждые 1000 семян культурных растений приходилось в среднем 300—350 семян сорняков. Для сравнения укажем, что в настоящее время в лесостепных районах Татарии в 1 кг посевного материала зерновых культур в среднем можно найти 6—23 семян и плодов сорных растений (Туганаев, 1974). Столь высокая засоренность зернового материала позволяет предполагать, что посевной материал культурных растений в средние века являлся важным фактором диссеминации сорных растений.

Состав засорителей весьма разнообразен и включает 48 видов (см. таблицу), но в качестве главных засорителей выступают лишь некоторые а именно: *Chenopodium album* L., *Polygonum convolvulus* L., *Setaria viridis* (L.) Beauv., *Neslia paniculata* (L.) Desv., *Galeopsis ladanum* L., *Agrostemma githago* L., *Galium aparine* L. Эти же виды имели широкое рас-

образцов														
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
													+	
		+												
		+++	+					+++			+			

+++ — обильно.

пространение на полях, примыкающих к Билярскому городищу[1] XI—XIII вв. н. э. (Туганаев, 1976). Следует обратить внимание на то, что в списке главных засорителей значатся исключительно яровые однолетники, что является показателем полного доминирования в структуре посевных площадей посевов яровых культур. Впервые для средневекового Волго-Камья указываются семена озимых сорняков — *Centaurea cyanus* L. и *Lapsana communis* L. Но обнаружены они только в одном образце и в незначительном количестве, поэтому вряд ли могут служить надежным показателем наличия в районе городища Булгар посевов озимых культур, тем более, что оба вида в природе имеют и озимые и яровые формы. Приведенные в таблице сорные виды являются типичными компонентами современных агрофитоценозов. Лишь *Agrostemma githago* L. и *Vaccaria pyramidata* Med. относительно недавно, 30—50 лет тому назад, исчезли с полей Татарии благодаря совершенствованию методов очистки посевного материала (Туганаев, 1974).

На основе анализа состава возделываемых растений и их засорителей можно сделать некоторые выводы, касающиеся земледелия. По нашему мнению, в районе городища Булгар в средние века господствовало переложное земледелие. На это указывают следующие его особенности. 1. Паровая система предусматривает наличие озимых культур, а переложная может обойтись без них; у булгарских земледельцев, как отмечалось, распространение озимой ржи не доказано. 2, Широкое распространение культуры проса, «. . .которое до самого последнего времени считалось пластовым растением и рекомендовалось для занятия пластов после их подъема наряду с твердой пшеницей» (Тулайков, 1962, с. 118). Кроме того, следует указать, что булгарцы имели особое пахотное орудие, так называемый булгарский сабан, впервые описанный А. А. Штукенбергом (1896). Булгарский сабан использовался для вспашки целинных задернованных участков (Зеленин, 1908; Воробьев, 1953). Сабаны могли иметь значение только при залежной и переложной системах, когда земледельцу приходилось время от времени осваивать новые участки.

В материалах булгарского городища найдены семена яблони лесной *Malus sylvestris* Mill. и скопления семян малины обыкновенной *Rubus idaeus* L., мари белой *Chenopodium abbum* L. и паслена черного *Solanum nigrum* L. Последние два вида, возможно, также использовались как пищевые растения.

ЛИТЕРАТУРА

В а в и л о в Н. И. (1922). Полевые культуры юго-востока. — В о р о б ь е в Н. И. (1953). Казанские татары. Казань. — З е л е н и н Д. К. (1908). Русская соха. Ее история и виды. Вятка. — К и р ь я н о в А. В. (1955). К вопросу о земледелии волжских болгар. Краткие сообщ. Инст. материальной культуры АН СССР, 57. — К и р ь я н о в А. В. (1958). К вопросу о раннеболгарском земледелии. Матер. и иссл. по археологии СССР, II, 61. — П р о к о п ь е в М. П. (1954). Полба. Уч. зап. Удмуртского гос. пед. инст., 1. — Р а с и н ь ш А. П. (1959). Материалы к истории культурных и сорных растений на территории Латвийской ССР до XIII века н. э.

[1] Билярское городище находится примерно в 100 км от Булгар.

В кн.: Растительность Латвийской ССР, 2. Рига. — Смирнов А. П. (1972). О столице государства волжских булгар. Сов. археология, 1. — Смирнов А. П., Н. Я. Мерперт. (1954). Из далекого прошлого народов Среднего Поволжья. В кн.: По следам древних культур. От Волги до Тихого океана. М.—Л. — Советов А. (1867). О системах земледелия. — Туганаев В. В. (1972). Материалы по истории сорных и культурных растений Среднего Поволжья. Бот. ж., 57, 5. — Туганаев В. В. (1973). Состав культурных и сорных растений в археологических материалах городища Ош Пандо близ с. Сайнино Мордовской АССР. Бот. ж., 58, 4. — Туганаев В. В. (1974). Материалы по распределению плодов и семян сорных растений. В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск. — Туганаев В. В. (1975). Из истории культурных растений Среднего Поволжья и Прикамья. Биол. науки, 5. — Туганаев В. В. (1976). Состав и характеристика культурных и сорных растений Билярских полей. В кн.: Исследования великого города. «Наука». М. — Туганаев В. В. (1977). История культурных, сорных растений и земледелия в Волжско-Камском крае. Бюл. МОИП, отд. биол., 82, 4. — Туганаев В. В., Е. И. Баранов. (1978). Ботанические материалы из средневековых городищ Закамья Татарии (XII—XIV вв. н. э.). Бот. ж., 63, 7. — Туганаев В. В., В. И. Фролова. (1975). Ботанические материалы из городища Биляр (XI—начало XIII вв. н. э.) Татарской АССР. Бот. ж., 60, 7. — Тулайков М. М. (1962). Залежь и травяной пласт как элемент севооборота. В кн.: За пропашные культуры против травополья. М. — Фархутдинов Р. Г. (1974). О столице домонгольской Булгарии. Сов. археология, 2. — Халиков А. Х. (1973). Волжская Булгария. В кн.: История Татарской АССР. Казань. — Хвольсон Д. А. (1869). Известия о хазарах, буртасах, болагарах, мадьярах, словенах и руссах Абу-Али Ахмеда бен Омар Ибн-Даста. СПб. — Хлебникова Т. А. (1975). Ранний Булгар. Сов. археология, 5. — Штукенберг А. А. (1896). Земледельческие орудия древних булгар. Ученые записки Казанского университета, 63, 6—7. — Янушевич З. В. (1976). Культурные растения юго-запада СССР по палеоботаническим исследованиям. Кишинев.

Удмуртский государственный университет,
Ижевск.

Получено 17 X 1978.

УДК (581.5+581.9) : 581.526.53 (—925.16)

Б. И. Дулепова, Н. В. Уманская

О НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ КРИОФИТНЫХ ЛУГО-СТЕПЕЙ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

B. I. DULEPOVA, N. V. UMANSKAYA. ON SOME ECOLOGO-COENOTIC PECULIARITIES OF CRYOPHYTIC MEADOW-STEPPES OF CENTRAL TRANS-BAIKAL REGION

Отмечены характерные биоэкологические и ценотические особенности кобрезиевых, кобрезиево-типчаковых и типчаковых лугово-степных сообществ и сделана попытка объяснить эти особенности приуроченностью к своеобразным местообитаниям с особо резкими колебаниями экологических режимов в течение сезона и в разные годы.

Проведенные нами исследования растительности лесостепных участков речных долин бассейна рек Ингоды и Онона показали довольно широкое распространение лугово-степных сообществ, занимающих промежуточное положение между лугами и степями. К ним принадлежат, например, многие сообщества с доминантными видами рода *Kobresia*, некоторые полидоминантные сообщества с *Festuca lenensis* и *F. supina*.

Встречаются такие сообщества чаще всего в долинах малых рек, где ясно выражена асимметрия склонов (Качурин, 1950) и ярко проявляется контакт экологически контрастных местообитаний. Криофитные луго-степи занимают присклоновые участки надпойменных террас. Вверх по шлейфу склона они сменяются горными степями, а вниз — сырыми торфянистыми лугами и осоковыми болотами, занимающими днища долин. Нередко они формируются на месте сведенных парковых березняков и ивово-ерниковых зарослей (*Betula fruticosa*, *Salix bebbiana*), приуроченных к переходной полосе между лугово-болотными и степными ценозами. Зна-

чительно реже они встречаются небольшими участками на гривах центральной поймы и на береговых террасах озерных котловин (Арахлейская котловина) в окружении осоковых болот, лугов и лесов.

Для криофитных луго-степей характерны мерзлотные лугово-черноземные, дерново-луговые и лугово-лесные остепненные почвы. Вследствие близкого залегания устойчивой многолетней мерзлоты, выполняющей роль водоупорного горизонта, водный режим этих почв очень непостоянен в течение одного сезона и в разные годы, что и является, несомненно, одной из причин специфичности этих сообществ. Наиболее ярко она проявляется в пестроте видового состава, необычном сочетании растений самых различных эколого-фитоценотических групп: степных, лугово-степных, луговых, лугово-лесных, лугово-болотных.

Наиболее характерна группа лугово-степных и лесо-степных видов, встречающихся в Забайкалье почти одинаково в степных и в луговых фитоценозах, а также в остепненном травостое осветленных лесов. В ее составе—мезоксерофиты и ксеромезофиты. Некоторые из них имеют явно выраженную криофильность (*Festuca supina*, *Kobresia filifolia*) и галофильность (*Agrostis trinii*). Часть видов отличается широкой экологической амплитудой (*Sanguisorba officinalis*, *Artemisia bejdemaniae*).

Группа лугово-степных и лесо-степных видов является самой многочисленной для большинства описанных ассоциаций (табл. 1). К ней принадлежат основные доминанты, субдоминанты и многие постоянно сопутствующие виды фитоценозов.

Группа луговых и луговолесных видов — вторая по численности (табл. 1). Она представлена в основном психромезофитами (*Primula farinosa*, *Polygonum alopecuroides*,

ТАБЛИЦА 1

Соотношение (в %) числа видов различных эколого-фитоценотических групп в лугово-степных сообществах

Эколого-фитоценотические группы	Разнотравно-кобрезиевые сообщества						Кобрезиево-типчаковые сообщества					Типчаковые сообщества					Среднее
	с *K. filifolia*				с *K. elfardii*	Среднее в описаниях 1—5	с *F. lenensis*				Среднее в описаниях 6—9	с *F. lenensis*		с *F. supina*		Среднее в описаниях 10—13	
	ассоциации						ассоциации					ассоциации					
	1	2	3	4	5		6	7	8	9		10	11	12	13		1—13
Лугово-болотные	39.1	15.4	14.7	23.8	13.3	21.3	17.1	4.4	11.8	4.5	9.4	14.8	13.8	8.3	11.4	12.0	14.2
Луговые и лугово-лесные	26.1	23.1	32.4	33.3	26.7	28.3	24.3	15.6	17.6	6.8	16.1	29.7	34.5	19.4	20.0	25.9	23.5
Лугово-степные и лесо-степные	30.5	38.4	35.3	35.8	44.5	36.9	41.5	44.4	43.1	45.6	43.5	33.3	37.9	55.6	51.3	44.5	41.6
Степные	4.3	23.1	17.6	7.1	15.5	13.5	17.1	35.6	27.5	43.1	31.0	22.2	13.8	16.7	17.1	17.6	20.7
Общее число видов травянистых растений	23	26	34	42	45	34	41	45	51	44	45	27	29	36	35	32	37

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 2:

1. Асс. Клеверово-кобрезиевая (*Kobresia filifolia*, *Trifolium lupinaster*) с *Saussurea amurensis* и *Salix chlorostachya*. Устьевая часть долины р. Затунги (Оленгуйская котловина), присклоновый участок надпойменной террасы. Формируется на месте травяного березняка на лугово-лесной мерзлотной почве.

2. Асс. Бейдеманополынно-кобрезиевая (*Kobresia filifolia*, *Artemisia bejdemaniae*) с *Geranium transbaicalicum* и *Vicia amoena*. Повышение центральной поймы р. Оленгуй у с. Сыпчугур. Почва лугово-черноземная мерзлотная.

3. Асс. Безжилковоосоково-кобрезиевая (*Kobresia filifolia*, *Carex enervis*) с *Potentilla anserina*, *Taraxacum mongholicum* и *Plantago depressa*. Нижняя часть долины р. Сыпчугур, присклоновый участок надпойменной террасы.

4. Асс. Безжилковоосоково-типчаково-кобрезиевая (*Kobresia filifolia*, *Festuca lenensis*, *Carex enervis*) с *Geranium transbaicalicum*, *Plantago depressa* и *Taraxacum mongholicum*. Там же, ближе к склону. Почва лугово-черноземная мерзлотная, солонцеватая.

5. Асс. Лютиково-кобрезиевая (*Kobresia bellardii*, *Ranunculus borealis*). Арахлейская котловина у с. Арахлей, вторая береговая терраса оз. Арахлей. Почва лугово-лесная мерзлотная, с залеганием многолетнемерзлого грунта на глубине 1 м.

6. Асс. Кобрезиево-типчаковая (*Festuca lenensis*, *Kobresia filifolia*) с *Carex schmidtii*, *Lilium dahuricum*, *Poa attenuata*. Надпойменная терраса р. Затунги. Почва лугово-лесная мерзлотная. Ярко выражен мелкобугристый микрорельеф. Формируется на месте сведенного березового леса.

7. Асс. Кобрезиево-типчаковая (*Festuca lenensis*, *Kobresia filifolia*) с *Potentilla anserina*, *Taraxacum mongholicum*. Нижняя часть долины р. Сыпчугур. Присклоновый участок надпойменной террасы. Почва лугово-черноземная мерзлотная.

8. Асс. Бейдеманополынно-кобрезиево-типчаковая (*Festuca lenensis*, *Kobresia filifolia*, *Artemisia bejdemaniae*) с *Galium verum*, *Taraxacum mongholicum*. Нижняя часть долины р. Кумахты (бассейн р. Читы). Присклоновый участок надпойменной террасы. Почва лугово-черноземная мерзлотная.

9. Асс. Бейдеманополынно-кобрезиево-типчаковая (*Festuca lenensis*, *Kobresia filifolia*, *Artemisia bejdemaniae*) с *Poa attenuata*. Надпойменная терраса долины р. Сыпчугур. Участок примыкает к степному шлейфу склона, занятому твердоватоосоковой степью. Почва лугово-черноземная мерзлотная.

10. Асс. Гусинолапчатково-тонконогово-типчаковая (*Festuca lenensis*, *Koeleria cristata*, *Potentilla anserina*) с *Carex enervis*. Повышение притеррасной поймы р. Читы у с. Кумахты. Почва дерново-луговая, мерзлотная.

11. Асс. Кровохлебково-тонконогово-типчаковая (*Festuca lenensis*, *Koeleria cristata*, *Sanguisorba officinalis*) с *Ranunculus rigescens*, *R. borealis*, *Peucedanum salinum*, *Taraxacum mongholicum*. Присклоновый участок равномерно повышающейся надпойменной террасы р. Кумахты. Вверх по склону контактирует с твердоватоосоковой степью, а с противоположной стороны — с вилюйскоосоковым болотом, занимающим притеррасье поймы. Формируется на месте сосново-березового леса. Почва лугово-лесная черноземовидная мерзлотная.

12. Асс. Бейдеманополынно-мятликово-типчаковая (*Festuca supina*, *Poa attenuata*, *Artemisia bejdemaniae*) с *Carex schmidtii* и *Ranunculus rigescens*). Озерная терраса оз. Арахлей, на месте сведенного березово-лиственничного леса. Почва остепненная лугово-лесная мерзлотная.

13. Асс. Кровохлебково-клеверово-типчаковая (*Festuca supina*, *Trifolium lupinaster*, *Sanguisorba officinalis*) с *Ranunculus borealis*, *Polygonum alopecuroides*, *Carex schmidtii*. Там же, более низкий участок.

Lilium dahuricum), мезофильными сорняками (*Plantago major*, *Taraxacum mongholicum*) и видами, получившими широкое распространение в результате усиленного выпаса (*Potentilla anserina*). Типичных мезофитов немного, и все они относятся в основном к лугово-лесному разнотравью: *Thalictrum simplex*, *Veronica longifolia*, *Valeriana officinalis*. Мезофильные злаки и бобовые обычно отсутствуют (табл. 2). В целом группа мезофильных луговых видов занимает в составе криофитных луго-степей второстепенную роль. Хотя к ней и принадлежат несколько субдоминантов и обильно встречающихся видов, но или они характерны лишь для небольшого числа несформировавшихся вторичных ценозов, возникших на месте сведенных лесов, или это сорные виды. Подавляющее большинство луговых видов относится к числу редко сопутствующих и случайных и только 4 вида являются постоянно сопутствующими.

Степные виды по общей численности уступают другим основным группам (табл. 1), но в их числе несколько постоянных обильно встречающихся дерновинных злаков — *Festuca lenensis*, *Koeleria cristata*, *Poa attenuata*, играющих господствующую роль в целом ряде фитоценозов (табл. 2). Важна и средообразующая роль перечисленных видов, участвующих в задернении

почвы. Очень характерно, что многие виды степных растений криофитной луго-степи отличаются широкой экологической амплитудой, в том числе и указанные выше злаки. Некоторые виды степняков, например *Gentiana decumbens*, *Festuca lenensis*, являются гемикриофитами. Последний, по нашим наблюдениям, типичен для мелкодолинных степей, формирующихся на мерзлотных лугово-черноземных почвах.

Группа лугово-болотных растений самая малочисленная (табл. 2). В ее составе гигромезофильные виды психрофильной экологии: *Carex schmidtii*, *Polemonium coeruleum*. Присутствуют они почти во всех фитоценозах и примерно в одинаковом количестве, за исключением типично луговых и типично степных (табл. 2). В сообществах с ярко выраженной мозаичностью некоторые лугово-болотные виды (*Carex schmidtii*, *Saussurea amurensis*, *Ranunculus rigescens*) встречаются обильно и входят в число субдоминантов наряду с луговыми и степными видами (табл. 2), но в большинстве ценозов они необильны и играют незначительную роль в сложении травостоя. Присутствие видов этой группы, особенно таких, как *Salix chlorostachya*, *S. livida*, *Carex karoi*, *C. schmidtii*, *Peucedanum salinum*, — важнейший дифференциальный признак криофитных лугово-степных сообществ и верный показатель своеобразия их местообитаний.

Характерная особенность местообитаний этих сообществ — достаточное увлажнение ранней весной за счет близкого залегания мерзлоты. Именно этим можно объяснить наличие в них группы лугово-болотных (*Carex karoi*, *Primula sibirica*) и луговых (*Carex enervis*, *Taraxacum mongholicum*) видов, цветущих весной.

К середине лета почва луго-степей прогревается с поверхности и высыхает, тем самым создаются условия для развития степных (*Festuca lenensis*, *Poa attenuata*, *Bupleurum scorzonerifolium*) и лугово-степных (*Agrostis trinii*, *Galium verum*, *Silene repens*) видов, цветущих в начале и середине лета. Быстрому подсыханию почвы и понижению уровня мерзлоты во многом способствуют сухая ветреная весна и крайне засушливая и жаркая первая половина лета.

В конце лета в связи с ярко выраженным в Забайкалье позднелетним максимумом осадков в криофитных луго-степях наступает второй влажный период. К нему приурочена вспышка развития позднелетних луговых (*Inula britannica*, *Polygonum alopecuroides*), лугово-болотных (*Saussurea amurensis*, *Hedysarum alpinum*) и лугово-степных видов (*Artemisia bejdemaniae*, *Sanguisorba officinalis*). В разные годы характер увлажнения может значительно уклоняться от этой схемы, так как водный режим мерзлотных почв очень непостоянен и более других почв Забайкалья зависит от погодных условий года (Ногина, 1964). Во влажные годы периодически возникает гидроморфный режим, когда весь почвенный профиль насыщается водой. В случае ряда сухих сезонов (к ним принадлежит период наших исследований) горизонт надмерзлотной верховодки постепенно исчезает и водный режим в этот период приближается к водному режиму черноземных почв. Период остепнения почв сопровождается усилением в травостое роли степных видов. Остепнение травостоя усиливается в связи с интенсивным выпасом. Все это приводит к ярко выраженной разногодичной изменчивости и большой динамичности луго-степей, чередованию в них периодов остепнения и олуговения травостоя и хорошо объясняет их полидоминантность, пестроту состава и двойственный лугово-степной характер.

Пестрота видового состава криофитных луго-степей во многом связана и с их мозаичной структурой. В формировании мозаичной структуры первостепенную роль играют криогенные процессы — морозная трещиноватость и криогенные дислокации (пучения, просадки), приводящие к возникновению мелкобугристого и полигонального микрорельефа, создающие многообразие экологических условий и как следствие — пестроту травостоя.

Полигональная мозаичность является довольно распространенной в криофитных луго-степях, но мозаичность эта обычно слабо выражена. Наиболее ясно в наших описаниях она была видна лишь в лютиково-

ТАБЛИЦА 2

Список растений различных лугово-степных сообществ (описания 1—13)

Название видов	Эколого-фитоцено-типы	Разнотравно-кобрезиевые					Кобрезиево-типчаковые				Типчаковые				Посто-янство, %
		с *K. filifolia*				*K. bellardii*	с *F. lenensis*				*F. lenensis*		*F. supina*		
Кустарники															
Pentaphyloides fruticosa (L.) O. Schwarz				+				+	+	+	+		+		
Salix chlorostachya Turcz.=*S. recurvigemmis* A. Skvorts.		2				+			+		+		+		
S. livida Wahlb.=*S. starkeana* Willd.							+						+		
S. xerophila B. Floder.=*S. bebbiana*						+			+		+				
Spiraea salicifolia L.											+				
Травянистые многолетники															
Плотнодерновинные злаки и осоки															
Carex karoi (Freyn) Freyn	ЛБ	2	1	2	1	1	2		1					1	61
C. pediformis C. A. Mey.	С		1			1	1	1	1	1	2		1	+	69
C. schmidtii Meinsh.	ЛБ	2			1	1	3		+				2	2	54
Festuca lenensis Drob.	С		2	1	3		4	4	4	4	3—4	5			69
* *F. supina* Schur	ЛС *					1							5	5	23
Kobresia bellardii (All.) Degl.	ЛС					5—4									8
K. filifolia (Turcz.) Clarke	ЛС	5	5	5	5	5	3—4	3—4	4—3	4					69
Koeleria cristata Pers.=*K. pyramidata* (Lam.) Beauv.	С	1	2	2	1	2	1	1	2	2	4	4	2	2	100
Poa attenuata Trin.	С		1	1		2—3	3	2	2	3	1	+	3	1	85
Рыхлокустовые злаки															
Helictotrichon schellianum (Hack.) Kitag.	ЛС					1							+	+	23
Корневищные злаки и осоки															
Agrostis trinii Turcz.	ЛС	1		2	1	2		1	1	1	1		2	+	77
Carex coriophora Fisch. et Mey.	ЛБ	2			1	1	1							1	39
C. duriuscula C. A. Mey.	С								2		1				15
C. enervis C. A. Mey.	Л	+	1	4	3	2					2	2			54

C. obtusata Liljebl.	ЛС								1						8
Poa angustifolia L.	ЛС											2	2		15
P. pruinosa Korotky	ЛС						1	+	1						23
Zerna pumpelliana (Scribn.) Tzvel.	ЛС							1			2			+	23
Бобовые и разнотравье															
Achillea asiatica Serg.	ЛС					1			1	1			1	+	39
Aegopodium alpestre Ledeb.	ЛЛ										1				8
Allium odorum L.	С			1					+			2			23
A. senescens L.	С				1										8
A. tenuissimum L.	С									1					8
Artemisia bejdemaniae Leonova	ЛС		4	1	1	2	1	+	3	3	1		3—2	2	85
A. commutata Bess.	С			1		1	1	+	1	2					46
A. mongolica (Bess.) Fisch. ex Nakai	ЛС			1	1							3—2		+	30
Aster alpinus L.=*A. korshinskyi* Tamamsch.	С					1							+	1	23
Astragalus adsurgens Pall.	ЛС						+	1	1	1					30
Bupleurum scorzonerifoljum Willd.	С						1	1	1	2					30
Castilleja pallida (L.) Spreng. var. *rubra* Drob.	ЛС	1					1								15
Crepis bungei Ledeb.	ЛС				1	2	1	1	1	1			1		54
C. versicolor Fisch.	С							1	1	1					23
Dentaria tenuifolia Ledeb.	Л		1	1	1										23
Dianthus versicolor Fisch. ex Link	С							1	1	1				1	30
Equisetum arvense L.	Л				1	1				1			1		30
Erigeron baicalensis Botsch.	ЛС					1			1	+					23
E. armeriifolius Turcz.	Л					1			1						15
Galium boreale L.	ЛЛ				1		1							1	23
G. verum L.	ЛС	2	1	1	1	2—3	1	1	3	1	1	3	2—3	3	100
Gentiana algida Pall.	Л					1									8
G. decumbens L.	С					1		1	1		2				23
G. triflora Pall.	ЛБ			1											8
Geranium transbaicalicum Serg.	ЛС		3		2—3		+	+		1			2		46
G. eriostemon Fisch.	ЛЛ				1										8
Geum strictum Ait.	ЛЛ										1	2			15
Hedysarum alpinum L.	ЛБ	1	1								1				23
Iris sibirica L.	Л			1	1						2				23
I. uniflora Pall. ex Link	С						1								8
Inula britannica L.	Л			1		1		1	1—2	2					38
Lathyrus palustris L.	ЛБ	1			1										15
Leontopodium conglobatum (Turcz.) Hand.	С		1					1		1					23
Lilium dahuricum Ker-Gawl.=*L. pensylvanicum* Ker-Gawl.	ЛЛ						3—4								8

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Название видов	Эколого-фитоцено-типы	Разнотравно-кобрезиевые с *K. filifolia*				Разнотравно-кобрезиевые *K. bellardii*	Кобрезиево-типчаковые с *F. lenensis*				Типчаковые *F. lenensis*		Типчаковые *F. supina*		Постоянство, %
Lychnis sibirica L.	ЛС					1				1				+	23
Melandrium brachypetalum (Hornem.) Fenzl	ЛС					1			1			1	+	+	38
Myosotis suaveolens W. et K.	ЛС						1	1		1			1	1	30
Orostachys malacophylla (Pall.) Fisch.	С									1					8
Oxytropis strobilaceae Bunge	ЛС					1			1						15
Papaver nudicaule L.	С							1		1					15
Parnassia palustris L.	ЛБ			1	1	1	1								30
Pedicularis venusta (Bunge) Bunge	Л			1	1	1									23
Peucedanum salinum Pall. ex Spreng.	ЛБ	2	1				1		1		2	3			46
Plantago depressa Willd.	ЛС		2	3	3	1	1	1	2	2	3	2	1	+	92
P. major L.	Л							1	1		1				23
Polemonium coeruleum L.	ЛБ								1			2	+		23
Polygonum alopecuroides Turcz. ex Meissn.	Л			1	1	1	1	1	1				2	3—2	61
P. viviparum L.	ЛБ	2	1		1	+	1		1		1	1			67
Potentilla anserina L.	Л	1	1	3	1	2—3		3—2			4	3	1		69
P. acervata Sojak	С								1	1					15
P. semiglabra Juz.	ЛС							1	1						15
P. tergemina Sojak	ЛС			1	1	1	+	1	2	1	2	2	1		77
Primula farinosa L.	Л					1			1					1	23
P. sibirica Jacq.=*P. nutans* Georgi	ЛБ			1	1										15
Ptarmica sibirica Ledeb.	ЛЛ				1				1		1	1	1	1	46
Pulsatilla turczaninovii Kryl. et Serg.	С									1			1		15
Ranunculus borealis Trautv.	Л	1				4	+					3		3	39
R. rigescens Turcz.	ЛБ				1	1	+	1	1	+		3—4	2	1	69
Rumex acetosella L.	ЛС				1	1	1		1		1	2	1	1	61
R. thyrsiflorus Fingerh.	ЛС			1				1		1		1	1	+	46
Sanguisorba officinalis L.	ЛС		1	1	1	2	1	1	1—2	1		4	2	3—4	77
S. parviflora (Maxim.) Takeda	ЛБ	1			1										15
Saussurea amurensis Turcz.	ЛБ	3		1				1		+	2				38
Scabiosa comosa Fisch. ex Roem. et Schult	С		1	1				1	+	1					38
Schizonepeta multifida (L.) Briq.	С							1		2—1					15
Scutellaria scordiifolia Fisch. ex Schrank	С							1							8
Senecio campester (Retz.) DC.	ЛС					1			1				1	+	30
Silene repens Patr.	ЛС	1	1	1	1	1	1	1	2—1	1	1	+	1	1	100
Stellaria dahurica Willd.	Л			1	1		1	1				2	1	1	54
Taraxacum mongholicum H.-Mazz.	Л	1		3	3	3—4	1	2—3	2—3	1—2	2	3	2	1	100

Thalictrum petaloideum L.	ЛС		2	1				1	1	1	+				46
T. simplex L.	ЛЛ	2	2	1	1		1	+				2			54
Trifolium lupinaster L.	ЛС	3—4	2	1	2		1	1	1	1			2	4	77
Valeriana officinalis L.	ЛЛ						+					2			15
Veratrum nigrum L.	ЛС									1					8
Veronica linarifolia Pall. ex Link	С									1				1	15
V. *longifolia* L.	ЛЛ	1	1				1	1	1			2	2		54
Vicia amoena Fisch.	ЛС	1	3—2		1		1			1			2		46
Viola dissecta Ledeb.	С							1							8
V. *patrinii* Ging.	Л			1	1										15
Sedum aizoon L.	С									+			1		15
Одно-двулетники															
Draba nemorosa L.	ЛС						1	1	1			2			30
Euphrasia tatarica Fisch.	ЛС				1	1									23
Halenia corniculata (L.) Druce.	Л		1		1	1	+		1						38
Heteropappus tataricus (Lindl.) Tamamsch.	С							1		1					15
Thlaspi cochleariforme DC.	С					1			1						15

П р и м е ч а н и е. I. Обилие: + менее 10 экземпляров на 100 м²; 1 — единично; 2 — редко, покрытие менее 5%; 3 — рассеяно, покрытие 5—10%; 4 — довольно много, покрытие 10—25%; 5 — много, покрытие 25—50%.

II. Эколого-фитоценотические типы (учитывается приуроченность к определенным местообитаниям в пределах Восточного Забайкалья): ЛБ — лугово-болотные, Л — луговые, ЛЛ — лугово-лесные, ЛС — лугово-степные и лесостепные, С — степные.

III. ЛС* — лесной и лугово-степной вид.

кобрезиевом сообществе с *Kobresia bellardii* (табл. 2 : 5) на слабо остепненной мерзлотной лугово-лесной почве. Плоские или слегка выпуклые повышения диаметром 0.5—1 м и высотою в 5—10 см чередовались здесь с понижениями, представляющими собой засыпанные морозобойные трещины. Последние имели вид разветвленных узких ложбин, разделяющих повышенные участки на неправильные многоугольники — полигоны.

В сети ложбин располагались лугово-болотные виды, на повышениях — все остальные. Объяснение этой своеобразной мозаичности мы нашли в работе К. А. Уфимцевой (1967). Ложбинки с гумусовыми затеками обладают более высокой влагоемкостью, и поэтому летне-осенние осадки создают неравномерное увлажнение в них и повышениях-полигонах, а это в свою очередь сказывается на темпе оттаивания почв и их влажности в следующем сезоне. В результате в сети ложбин создаются более холодный термический режим и большее увлажнение, т. е. условия, близкие к сырому торфянистому лугу.

При мелкобугристом нанорельефе мозаичность травостоя бывает выражена еще более четко, так как разница в термическом режиме и характере увлажнения межбугровых понижений и бугров более резкая. Примером такой мозаичности может служить полидоминантное кобрезиево-типчаковое сообщество с *Carex schmidtii*, *Lilium dahuricum* и *Poa attenuata* (табл. 2), возникшее на месте сведенного березового леса. В сложении

травостоя этого чрезвычайно пестрого ценоза почти одинаковую роль играют такие экологически и морфологически разные виды, как *Kobresia filifolia*, *Festuca lenensis*, *Carex schmidtii*, *Lilium dahuricum*, *Poa attenuata*. Характерное для криофильных луго-степей совместное доминирование видов разной экологии проявляется в этом фитоценозе максимально.

Итак, промежуточное положение между лугово-болотными и степными ценозами, резко меняющийся характер увлажнения почв в течение одного сезона и в разные годы, создающий разнообразие режимов увлажнения, а также выраженный микрорельеф, увеличивающий многообразие экологических условий, обусловливают характерные особенности описываемых сообществ: сочетание экологически контрастных растений при явном преобладании лугово-степных видов, хорошо приспособленных к резким колебаниям экологических режимов, ди- и полидоминантность травостоя, его мозаичность, а иногда и комплексность сложения.

Все эти особенности затрудняют описание и классификацию лугово-степных сообществ. Не случайно сведения о них в литературе противоречивы. Близкие, а иногда и полностью тождественные ценозы относят то к лугам (Зарубин, Черкашина, 1975), то к степям (Рещиков, 1957, 1961).

Мы рассматриваем эти сообщества в качестве особой группы, занимающей промежуточное положение между торфянистыми лугами и степями, и называем их условно луго-степями, подчеркивая двойственную природу этих сообществ и биоэкологический состав доминантов. Термин «луго-степь» применяли Л. И. Малышев (1965) для высокогорных кобрезников из криофильной *Kobresia bellardii* и А. А. Юнатов (1960) для лугово-степных сообществ горно-степного пояса, совмещающих в себе черты высокогорного торфянистого луга и сухой степи.

Криофитным луго-степям соответствуют выделенные в Забайкалье подтипы мерзлотных лугово-черноземных и остепненных лугово-лесных мерзлотных почв (Ногина, 1964), переходных между луговыми, лесными и степными типами.

ЛИТЕРАТУРА

Зарубин А. М., Черкашина Г. Г. (1975). Геоботанические особенности кобрезников в долине реки Аги. В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей, вып. 5. Чита. — Качурин С. П. (1950). Типы вечной мерзлоты Центрального и Восточного Забайкалья. Тр. Инст. мерзлотоведения им. В. А. Обручева, т. 8. — Малышев Л. И. (1965). Высокогорная флора Восточного Саяна. — Ногина Н. А. (1964). Почвы Забайкалья. — Пешкова Г. А. (1961). Кобрезники в Приангарье. Изв. СО АН СССР, 5. Новосибирск. — Рещиков М. А. (1957). Очерк растительности Кижингинского аймака Бурят-Монгольской АССР. Материалы по изучению производительных сил Бурят-Монгольской АССР, вып. 3. Улан-Удэ. — Рещиков М. А. (1961). Степи Западного Забайкалья. — Уманская Н. В. (1972). Кобрезиевые луга Восточного Забайкалья. В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей, вып. 4. Чита. — Уфимцева К. А. (1967). Почвы межгорных котловин южной тайги Забайкалья. — Юнатов А. А. (1960). Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комис., вып. 39. — Юрцев Б. А. (1974). Степные сообщества Чукотской тундры и плейстоценовая «тундро-степь». Бот. ж., 59, 4.

Педагогический институт, Чита. Получено 26 V 1977.

УДК 582.29 : 582.28

Т. Ю. Толпышева

ВЛИЯНИЕ ЛИШАЙНИКОВ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ПОЧВЕННЫХ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ ЛИШАЙНИКОВЫХ СОСНЯКОВ

T. YU. TOLPYSHEVA. EFFECT OF LICHENS ON THE QUANTITY OF SOIL MICROSCOPIC FUNGI IN LICHEN PINE FORESTS

Исследовано влияние лишайников *Cladina stellaris* и *C. rangiferina* на численность микроскопических почвенных грибов в природных условиях. Установлено, что в почве под лишайниками количество диаспор микромицетов в 1.5—2.5 раза меньше, чем в почве под кустарничками. Из двух видов лишайников *C. stellaris* оказывает более сильное действие как на общее количество диаспор, так и на количество диаспор отдельных видов почвенных грибов. Наиболее чувствительным видом к действию этого лишайника оказалась *Trichoderma harzianum*.

Исследование проводили на Кольском п-ове (о. Великий, Кандалакшский заповедник). Пробы почв для микологического анализа отбирали после удаления подстилки с глубины 0—2 см под кустарничками, под лишайниками *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo и *C. rangiferina* (L.) Harm. и с участков почвы без растительного покрова по стандартной методике (Литвинов, 1967). Образцы почв не позднее чем через 2 месяца после взятия проб высевали в виде водно-почвенной суспензии (разведение 1 : 100 и 1 : 1000) по 0.2 мл на питательные среды: сусло-агар, агар Чапека и голодный агар. Количество диаспор определяли по числу выросших колоний в пересчете на 1 г воздушно-сухой почвы.

Общее количество грибных зачатков в почвах лишайниковых сосняков изучаемого района сравнительно невелико и колеблется в зависимости от растительного покрова от 13.2 тыс. в почве под *C. stellaris* до 32.5 тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы под кустарничками, т. е. в почве под кустарничками количество грибных диаспор несколько больше, чем в почве под лишайниками.

Сравнение содержания грибных зачатков в ризосфере высших растений с содержанием их в субстрате под нижней частью таллома лишайников и мхов, проведенное Е. С. Лисиной и Р. А. Максимовой (1967) в этом же районе, показало, что в ризосфере высших растений количество диаспор грибов в 10 раз превосходит содержание грибных диаспор под мхами и лишайниками. К сожалению, авторы указывают виды лишайников и мхов и изучают ризосферу, не называя видов растений, а лишь семейства, к которым они принадлежат.

Бедность диаспорами грибов почв лишайниковых сосняков севера европейской части СССР, по-видимому, связана с небольшим количеством опада в лишайниковых борах и медленным его разложением (Жукова, 1956; Левина, 1960; Русанова, Слобода, 1974).

Хотя в наших исследованиях разница в общем количестве грибных диаспор в почвах на исследованных пробных площадках незначительна, однако наблюдается определенная тенденция к уменьшению их в почве под *C. stellaris* (табл. 1). Количество грибных диаспор, исключая виды рода *Penicillium* в почве под *C. stellaris*, тоже наименьшее и равно 3.4 тыс./г воздушно-сухой почвы. По количеству диаспор грибов почвы из-под *C. rangiferina* ближе к почвам из-под кустарничков. От них отличаются почвы на площадках без растительного покрова, в которых обилие диаспор видов рода *Penicillium* наименьшее, и почвы из-под *C. stellaris*, в которых обилие диаспор этого рода наибольшее по сравнению с почвами других вариантов.

Сходные данные получил Малицкий (Malicki, 1970), изучавший общее количество бактерий под лишайниками *C. sylvatica* и *C. rangiferina*. Суммарное количество бактерий под лишайником *C. sylvatica*, содержащим усниновую кислоту, было меньше, чем в контроле (почва без лишайников),

ТАБЛИЦА 1

Количество диаспор грибов в почвах лишайниковых сосняков (тыс./г воздушно-сухой почвы, в % к общему количеству диаспор каждого варианта опыта)

	Пробные площадки							
	с *Cladina stellaris*		с *Cladina rangiferina*		с кустарничками		без растительности	
Виды рода *Penicillium*	9.9	74.6	13.9	66.6	20.5	63.1	14.8	57
Виды других грибов	3.4	25.4	7	33.4	12	36.9	11.1	43
Всего	13.3	100	20.9	100	32.5	100	25.9	100

а под *C. rangiferina* оно было немного больше, чем в контроле. По наличию усниновой кислоты *C. sylvatica* в опытах Малицкого близка к *C. stellaris* в наших исследованиях.

При сравнении количества диаспор 8 видов микроскопических почвенных грибов, встречающихся в почвах всех исследованных площадок, также выявляется тенденция к увеличению количества грибных диаспор в почвах под кустарничками по сравнению с почвами из-под лишайников и почвой на площадках без растительного покрова (табл. 2). Наименьший их процент (42.31%) от общего количества диаспор всех грибов в данной почве наблюдается в почве под *C. stellaris*. Это уменьшение числа диаспор особенно характерно для *Trichoderma viride*; последней здесь почти в 4 раза меньше, чем в почве без растительного покрова. Лучше всего этот вид развивается в почве под кустарничками, где его количество достигает максимума, приближаясь по обилию к *Penicillium fuscum* — одному из самых обильных видов во всех вариантах почв.

ТАБЛИЦА 2

Содержание диаспор грибов, общих для всех пробных площадок (% к их общему количеству в почве каждой площадки)

Вид грибов	Пробные площадки			
	с *Cladina stellaris*	с *Cladina rangiferina*	с кустарничками	без растительности
Penicillium frequentans	12.50	18.08	6.48	3.79
P. fuscum	11.78	22.56	29.61	21.68
P. raistrickii	0.19	1.32	1.03	0.39
Aspergillus niger	1.99	1.20	0.67	7.07
Mortierella ramanniana	0.19	0.12	0.77	0.13
Mortierella sp.	9.76	9.08	4.10	6.05
Trichoderma viride	3.50	15.68	26.12	13.25
Humicola sp.	2.40	1.80	1.03	2.87
Всего из них	42.31	69.84	69.81	55.19
видов рода *Penicillium*	24.47	41.96	37.12	25.86
видов других грибов	17.84	27.88	32.69	29.33

По суммарному количеству грибных диаспор 3 видов рода *Penicillium* почвы из-под *C. stellaris* и без растительного покрова наиболее близки между собой, а имеющееся между нами различие обусловлено числом диаспор других видов грибов. Аналогичное соотношение обнаруживается в почвах из-под *C. rangiferina* и кустарничков, однако по обилию других видов грибов почвы из-под *C. rangiferina* ближе к почвам без растительного покрова.

Количество грибных диаспор тех видов, которые были найдены только в одном варианте почвы, особенно велико в почвах из-под лишайников (табл. 3). Преимущественно это касается видов рода *Penicillium*. Почва на площадках без растительного покрова почти не содержит грибов, которые не обнаружены в других вариантах почв, за исключением очень небольшого количества *Aspergillus niger*. Несмотря на то что в почве под кустарничками число таких видов наибольшее — 8 (7 из них виды рода *Penicillium*), по количеству грибных зачатков эти виды намного уступают видам, найденным в почвах под лишайниками.

ТАБЛИЦА 3

Количество диаспор микромицетов, найденных только в одном варианте исследованных почв (тыс./г воздушно-сухой почвы)

	Пробные площадки			
	с *Cladina stellaris*	с *Cladina rangiferina*	с кустарничками	без растительности
Виды рода *Penicillium*	19.36	14.41	1.13	0
Виды других грибов	0.19	0	1.03	4.63
Всего	19.55	14.41	2.16	4.63

Изучение процентного соотношения количества грибных диаспор различных родов грибов к общему количеству диаспор в исследованных почвах каждого варианта выявило следующие закономерности (табл. 4). Во всех почвах преобладают виды рода *Penicillium*, причем наибольшее количество наблюдается их в почвах под *C. stellaris*, а наименьшее — в почвах без растительного покрова. Количество грибных диаспор рода *Aspergillus* — наименьшее в почвах из-под кустарничков, в то время как количество грибных диаспор видов рода *Trichoderma* в этой почве по сравнению с другими почвами — наибольшее. Резкое уменьшение видов рода *Trichoderma* отмечено для почвы из-под *C. stellaris*, в которой их количество в 3 раза меньше даже по сравнению с почвами без растительного покрова. Для почв без растительного покрова характерен высокий процент грибных диаспор родов *Aspergillus* и *Oidiodendron*, количество которых заметно снижается в других почвах. Для видов родов *Mortierella* и *Rinocladiella* отмечено тяготение к почвам из-под лишайников.

ТАБЛИЦА 4

Количество диаспор грибов разных родов в почвах пробных площадок (% к общему количеству диаспор каждого варианта)

Роды грибов	Пробные площадки			
	с *Cladina stellaris*	с *Cladina rangiferina*	с кустарничками	без растительности
Aspergillus	1.99	1.20	0.67	9.64
Humicola	2.40	1.80	1.03	2.87
Mortierella	9.95	9.20	4.87	6.18
Mucor	0	0	1.03	0
Oidiodendron	5.48	2.28	0	8.68
Penicillium	74.61	66.57	63.05	57.04
Trichoderma	3.69	18.05	29.35	13.57
Rhinocladiella	1.88	0.90	0	0
Mycelia sterilia	0.19	0	0	2.06

Таким образом, можно утверждать, что состав растительности заметно влияет на количество диаспор грибов в почвах. Преобладание или отсутствие диаспор некоторых родов грибов в почвах разных пробных площадок

позволяет говорить о специфичном влиянии лишайников на состав почвенных микромицетов или отсутствии такого влияния на площадках без растительного покрова.

ЛИТЕРАТУРА

Ж у к о в а Р. А. (1956). Микробиологические исследования целинных почв Кольского полуострова. Микробиология, 25, 5. — Л е в и н а В. И. (1960). Определение массы ежегодного опада в двух типах соснового леса на Кольском полуострове. Бот. ж., 45, 3. — Л и с и н а Е. С., Р. А. М а к с и м о в а. (1967). Некоторые данные о микофлоре ризосферы растений на побережье Белого моря. НДВШ, биол. науки, 5. — Л и т в и н о в М. А. (1967). Определитель микроскопических почвенных грибов. — Р у с а н о в а Г. В., А. В. С л о б о д а. (1974). Биологическая продуктивность сосняка лишайникового среднетаежной подзоны Коми АССР. Бот. ж., 59, 12. — M a l i c k i J. (1970). Wplyw kwasów porostowych na microorganizmy glebowe. Cześć 3. Wplyw gatunkow z zodzaju *Cladonia* na stosunki bakteryjne w glebve zespolu Peucedano—Pinetum—Cladonisetum. Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska, sec. C, 25, 11.

Московский государственный университет. Получено 7 VII 1978.

УДК 633.527.2 (575)

П. Ч. Чопанов

НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ АЗИИ ВИД ЗЛАКА *SCLEROPOA RIGIDA* (L.) GRISEB. (*POACEAE*)

P. CH. C H O P A N O V. NEW FOR THE MIDDLE ASIA GRASS SPECIES *SCLEROPOA RIGIDA* (L.) GRISEB. (*POACEAE*)

Во время работы экспедиции лаборатории флоры и систематики высших растений Института ботаники Академии наук Туркменской ССР в 1978 г. в Юго-Западном Копетдаге нами собран новый для флоры Средней Азии вид злака.

Scleropoa rigida (L.) Griseb. 1846, Spicil. Fl. Rumel. 2 : 431; Креч. и Бобр. 1934, во Фл. СССР 2 : 542; Цвел. 1976, Злаки СССР: 429. — *Catapodium rigidum* (L.) C. E. Hubb. 1953 in Dony, Fl. Bedfordshire : 437. — Жесткомятлик жесткий.

Этот вид распространен на юге Европы, в северной Африке, Турции и Иране. В СССР был известен только в южном Крыму, Дагестанской АССР и Закавказье.

Приводим местонахождения вида в Туркмении: 1) Кара-Калинский р-н, ущелье Хыдыр-Сув, во влажных трещинах нижней части скал под карагачем у искусственного водовода; 2) Шевлан, у воды под деревьями.

ЛИТЕРАТУРА

Ц в е л е в Н. Н. (1976). Злаки СССР.

Институт ботаники АН ТССР,
Ашхабад. Поступило 23 I 1979.

УДК 582.734 (479)

Т. И. Заиконникова

SORBUS VELUTINA (ALBOV) SCHNEID. (*ROSACEAE*) — ИСЧЕЗАЮЩИЙ ВИД РЯБИНЫ КАВКАЗА

T. I. ZAIKONNIKOVA. *SORBUS VELUTINA* (ALBOV) SCHNEID. (*ROSACEAE*) — A DISAPPEARING SPECIES OF CAUCASIAN ROWAN

Показан характер изменчивости и найдено объяснение причин исчезновения *Sorbus velutina* (Albov) Schneid. на Кавказе. Приведены признаки, отличающие его от близких видов, а также сведения по биологии, экологии и географическому распространению этого вида. Обоснована необходимость охраны *S. velutina* как редкого вида, находящегося под угрозой исчезновения.

Sorbus velutina (Albov) Schneid., эндемичный кавказский вид рябины, известен науке с 1895 г., но вначале как разновидность европейского *S. aria* (L.) Crantz. Видовой ранг он получил в «Дендрологии» Шнейдера (Schneider, 1906). С этого времени *S. velutina* включают во все главнейшие сводки и руководства по флоре Кавказа. Приводится рябина бархатистая и во «Флоре СССР» (Цинзерлинг, 1939).

До недавнего времени знания о *S. velutina* продолжали оставаться на уровне начала нашего века. Неизвестно было, какими конкретно признаками отличается он от близких видов. В описаниях обычно подчеркивалось войлочное опушение нижней поверхности листа *S. velutina*. Но то же самое характерно и для другого близкого вида *S. buschiana* Zinserl. Остальные же признаки, приводимые для *S. velutina*, оказываются общими для многих видов ряда *Subfuscae* Zinserl., куда отнесен *S. velutina*. Неизученными оставались изменчивость *S. velutina*, его ареал, неизвестны были даже его цветки. Следствием этой малоизученности *S. velutina* было отнесение его в синонимы к *S. subfusca* (Ledeb.) Boiss. (Габриэлян, 1958, 1978), хотя в ряде работ он по-прежнему признается самостоятельным видом (Колаковский, 1961; Гачечиладзе, 1965; Косенко, 1970).

S. velutina — наиболее сильно опушенный вид в ряде *Subfuscae*. Его кожистые листья по нижней поверхности и черешку покрыты густым зеленовато-серым светлым войлоком. Такой же войлок покрывает чашечки, веточки соцветия, молодые побеги и незрелые плоды.

Особенностью *S. velutina* является необычно сильная изменчивость листьев, что затрудняет его определение. Наряду с обычной эллиптической и широкоэллиптической (вплоть до округлой) формой листовой пластинки у *S. velutina* встречаются также широко- и округло-яйцевидные, иногда даже слегка почковидные листья, на удлиненных побегах они часто обратнояйцевидные. Основание листа *S. velutina* может быть округлым, слегка сердцевидным, а у листьев удлиненных побегов часто клиновидным; верхушка листа обычно коротко заостренная, иногда притупленная и даже усеченная. Еще бо́льшим непостоянством отличается край листа. Он, как правило, двоякозубчатый; первичные зубцы его начинаются около середины пластинки, постепенно укрупняются к верхушке и снова мельчают к ее концу. Если высота первичных зубцов листового края не превышает 2—3 мм, то зубчатость кажется почти однородной. Но встречаются иногда такие экземпляры *S. velutina* (в окрестностях оз. Рица), край листа которых особенно сильно изрезан. Первичные зубцы листового края у них могут достигать 7—10 мм выс. Зубцы листового края, и первичные, и более мелкие (2-го порядка), у одних экземпляров остротреугольные, у других округлые или притупленные. Разное сочетание всех этих компонентов дает чрезвычайно пеструю картину разнообразия листьев у *S. velutina*.

Из-за сильной изменчивости и наличия заходящих признаков лист *S. velutina*, казалось бы, не может быть использован в диагностике вида. Однако по сравнению с другими близкими видами листья *S. velutina*

весьма короткочерешковые. Так, у большинства цельнолистных рябин черешок листа в 5—7 раз короче его пластинки, а у *S. velutina* — в 10—15 (20) раз, составляя 4—7 мм дл. при длине пластинки около 10 см и более. Оказалось, что это соотношение длины пластинки листа к длине его черешка не зависит от внешних условий, и *S. velutina* по короткому черешку можно быстро и безошибочно узнать среди близких видов.[1]

Разветвленность и величина соцветий *S. velutina* в очень значительной степени подвержены влиянию внешних условий. Так, соцветия *S. velutina*, растущего на сильно увлажняемых склонах горы Ачишхо, по форме, размерам и числу цветков (или плодов) мало отличаются от соцветий близких видов ряда *Subfuscae*. Но при обитании в менее благоприятных условиях, как, например на известняковых скалах Гагрского хребта, у *S. velutina* образуются более мелкие, слабо разветвленные соцветия. В начале цветения они сжаты, слегка пирамидальной формы. К концу цветения боковые веточки соцветия, преимущественно нижние, удлиняются и все соцветие разрастается и принимает обычную для цельнолистных рябин форму раскидистого, слегка выпуклого полузонтика. Однако оно слабо разветвлено и несет уменьшенное число плодов, поэтому ранее, не зная цветущего *S. velutina*, мы ошибочно предполагали, что у этого вида в неблагоприятных условиях часть веток соцветия усыхает и отваливается (Заиконникова, 1975).

Цветки *S. velutina* немного мельче, чем у близких видов ряда *Subfuscae*, но различаются в основном окраской нераскрытых пыльников, бледно-желтых или телесного цвета у *S. velutina* и ярко-розовых у *S. albovii* Zinserl. и *S. buschiana*.

Наконец, у *S. velutina* иногда проявляется еще одна особенность, связанная с отделением отгиба чашечки от плода. Это характерно для всех видов ряда *Subfuscae*, но у одних он отваливается в самом начале развития плода, у других — позднее. В большинстве случаев плоды *S. velutina* также лишены отгиба чашечки. Но у некоторых экземпляров *S. velutina* отгиб чашечки плотно прирастает к плоду. При этом доли его подняты вверх, а не распростерты звездчато, как у остальных видов ряда *Subfuscae* (см. рисунок).

Таким образом, недостаточная изученность и чрезвычайная изменчивость *S. velutina* не позволяли составить верное представление о морфологическом облике этого вида. При изучении его только по гербарному материалу не удавалось установить четкие границы, отделяющие *S. velutina* от близких видов ряда *Subfuscae*. Но и наблюдения в природе не всегда могут разрешить все сомнения. Так, довольно частые посещения ботаниками горы Ачишхо приходятся обычно на середину лета, когда все рябины, в том числе и *S. velutina*, успевают отцвести и завязать плоды. В таком состоянии сглажены различия между отдельными близкими видами. К тому же ботаники давно придерживаются убеждения, что в умеренных широтах близкие виды пространственно отделены друг от друга. Но на горе Ачишхо из 7 видов рябин, растущих здесь, 3 принадлежат к ряду *Subfuscae*. Однако последние в фазе зеленых плодов так незаметно переходят один в другой, что исследователь теряется в окружающей его массе форм и среди второстепенных признаков уже не различает главные. По-видимому, в такой ситуации оказалась Э. Ц. Габриэлян, побывавшая в августе 1953 г. на горе Ачишхо. Она подчеркивает (Габриэлян, 1978, с. 229), что решение ликвидировать как виды *S. velutina*, *S. albovii*, *S. buschiana* и др. и объединить их в сборный вид *S. subfusca* возникло у нее именно под впечатлением этой поездки.

S. velutina отличается от остальных видов ряда *Subfuscae* своей географией. Если ареалы *S. albovii* и *S. buschiana* занимают весь Кавказ, то *S. subfusca* s. str. распространен только в его западной части. Значительно меньше ареал *S. velutina*: он встречается лишь в одном районе Западного

---

[1] На короткий черешок листа у *S. velutina* до нас обратил внимание А. А. Колаковский (1939), но позже этот признак оказался им забытым.



Sorbus velutina (Albov) Schneid. (Фот. автора).

Кавказа, включающего часть Абхазии и прилегающие высокогорья Краснодарского и Ставропольского краев.

S. velutina растет в основном на известняках, другие виды ряда *Subfuscae* встречаются преимущественно вне их.

Цитологическое исследование *S. velutina* показало, что он диплоид (2n=34). Из близких видов исследованы *S. buschiana* и *S. albovii*, оказавшиеся тетраплоидами (2n=68). По наблюдениям генетиков, полиплоидия сдвигает начало цветения на более поздние сроки. С этим положением вполне согласуются наши наблюдения над *S. velutina*, который опережает в цветении близкие виды по крайней мере на 7—10 дней. Конечно, неровности рельефа скрадывали эти различия, но они со всей полнотой проявились осенью во время созревания плодов. Так, в середине октября плоды всех кустов *S. velutina*, растущих на горе Ачишхо, оказались совершенно зрелыми, сочными, красного цвета, а плоды растущих поблизости *S. albovii* и *S. buschiana* были еще зелеными или только-только начинали буреть.

В диплоидности *S. velutina* следует видеть причину и необычно сильной изменчивости этого вида. Если раньше генетики считали, что полиплоидия увеличивает потенциал возникновения мутаций, то исследования последнего времени привели их к противоположному мнению (Хохлов, 1974, с. 162). Но диплоиды являются исходным материалом для возникновения полиплоидов. Следовательно, *S. velutina* — более древний представитель рода *Sorbus*, чем многие другие виды ряда *Subfuscae*. Казалось, в этом случае у *S. velutina* должен быть и самый обширный ареал, хотя в действительности он, наоборот, очень мал. По-видимому, *S. velutina* представляет собой не только реликтовый, но и исчезающий вид, сохранившийся лишь в районах с наиболее благоприятными условиями существования. С этим вполне согласуется и приуроченность *S. velutina* к известнякам. Как известно, на известняках наиболее часто встречаются реликтовые растения. Но эта особенность обернулась и бедой для *S. velutina*. Обычно кустарниковым рябинам удается спастись от уничтожения пасущимся на пастбищах скотом в зарослях рододендрона, непоедаемого животными, которые избегают в них заходить. Однако рододендроны растут на кислых почвах и отсутствуют на известняках, которые предпочитает *S. velutina*. Вероятно, развитие пастбищного животноводства в горах Кавказа приводит в на-

стоящее время к сокращению ареала *S. velutina*. Теперь в пределах своего крошечного ареала этот вид встречается только в заповедниках, а вне их — на крутых недоступных склонах.

Считаю своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность П. Г. Жуковой за проведение цитологических исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Габриэлян Э. Ц. (1958). Кавказские представители рода *Sorbus* L. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 11. — Габриэлян Э. Ц. (1978). Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. — Гачечиладзе К. А. (1965). Род *Sorbus* L. В кн.: Дендрофлора Кавказа, 4. Тбилиси. — Заиконникова Т. И. (1975). Критические заметки о некоторых кавказских видах рода *Sorbus* L. Нов. сист. высш. раст., 12. — Колаковский А. А. (1939). Флора Абхазии, 2. Тр. Абхазск. инст. языка и истории, 17. — Колаковский А. А. (1961). Растительный мир Колхиды. — Косенко И. С. (1970). Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. — Хохлов С. С. (1974). Гаплоидия у покрытосеменных растений, 2. Саратов. — Цинзерлинг Ю. Д. (1939). Подрод *Hahnia* Medik. В кн.: Флора СССР, 9. М.—Л. — Schneider C. K. (1906). Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde, 1. Jena.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 III 1979.



ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9 (47+57)

ВАДИМ ГАВРИЛОВИЧ ТАНФИЛЬЕВ
(к 75-летию со дня рождения и 50-летию научной деятельности)

D. S. DZYBOV, V. N. KONONOV. VADIM GAVRILOVICH TANFILIEV (TOWARDS 75TH BIRTHDAY AND 50 YEARS OF SCIENTIFIC ACTIVITY)

Одному из ведущих ботаников Северного Кавказа действительному члену Всесоюзного Ботанического общества с 1957 г. Вадиму Гавриловичу Танфильеву исполнилось 75 лет, из которых 50 лет были отданы ботаническому исследованию Северного Кавказа.

В. Г. родился 29 августа (11 сентября по новому стилю) 1903 г. в Петербурге в семье выдающегося ботаника-географа и почвоведа Г. И. Танфильева, занимавшего в те годы пост главного ботаника в ботаническом саду, а впоследствии — профессора, заведующего кафедрой географии Одесского (Новороссийского) университета.

Благодаря научным и дружеским связям отца с Г. Н. Высоцким, И. К. Пачоским, А. И. Воейковым и другими В. Г. имел счастливую возможность наблюдать за развитием ботанической географии и фитоценологии, об основных направлениях которых иногда оживленно дискутировали в домашней обстановке.

По окончании гимназии и Одесского института народного образования В. Г. в 1925 г. стал аспирантом этого института по специальности морфология и систематика высших растений. В этот период на основе собранного полевого материала В. Г. публикует серию работ о новых для флоры окрестностей Одессы видах, о растительности поймы р. Ингула (совместно с М. И. Котовым), о фенологических особенностях ряда растений и т. д.

В 1928 г. В. Г. по совету В. И. Липского едет на Северный Кавказ и начинает работать научным сотрудником в отделе кормодобывания Урупской зоотехнической опытной станции (Краснодарский край), где в течение трех лет вместе с К. В. Богдан исследует флору и растительность луговых степей в полосе первой гряды предгорий, совершает маршруты по Северо-Западному и Центральному Кавказу. Работы этого периода посвящены ботанико-географической характеристике залежной и целинной растительности зоны луговых степей, влиянию зимнего выжигания травы на развитие растений в последующие годы, вопросам методики учета урожая на сенокосах.

В 1932—1934 гг. в связи с прекращением деятельности Урупской зоотехнической опытной станции В. Г. переводят на Омскую опытную станцию молочного хозяйства, где он в должности научного сотрудника работает под руководством И. В. Ларина, с которым у него надолго устанавливается творческая и дружеская связь.

Решив продолжить начатое в 1929 г. изучение растительности Северного Кавказа, В. Г. в 1934 г. переходит на работу во Всесоюзный научно-исследовательский институт овцеводства и козоводства (ВНИИОК, г. Ставрополь). Здесь на опытных угодьях ВНИИОК (в Сальской степи, Ростовской обл.) он экспериментально устанавливает характер влияния выпаса овец, крупного рогатого скота и лошадей на устойчивость степных эдифи-

каторов, в частности В. Г. приходит к выводу о том, что причина неустойчивости ковылей к выпасу кроется в интенсивном отрастании отавы, систематическое отчуждение которой при плотной нагрузке скота приводит к выпадению ковылей из травостоя.

Зная хорошую поедаемость отавы ковылей лошадьми и отчасти крупным рогатым скотом, можно вести успешную борьбу с нежелательными для овечьих пастбищ видами ковылей.

В 1939 г. в Ростовском университете В. Г. успешно защищает кандидатскую диссертацию на тему «Борьба с тырсой (ковылем-волосатиком)», содержащую богатый материал по вопросу о влиянии выпаса на степные злаки и высоко оцененную знатоками южных степей И. В. Новопокровским и И. В. Лариным.

В 1941—1942 гг. В. Г. — командир взвода саперного батальона (на Южном фронте). После демобилизации В. Г. продолжает исследовательскую работу во ВНИИОКе, затем в сети опытных и производственных учреждений в Карачаево-Черкесии, где много сил и знаний отдает возрождению и совершенствованию системы севооборотов и подготовке сельскохозяйственных кадров.

В 1956—1966 гг. на одном из степных участков ВНИИОК вблизи г. Ставрополя В. Г. создает уникальный на Северном Кавказе коллекционный питомник многолетних трав из местной и интродуцированной флоры, щедро делится этим материалом со многими ботаническими учреждениями. Впоследствии собранный материал стал темой его докторской диссертации — «Дикие кормовые травы Ставропольского края, их биологические особенности и перспективы введения в культуру», защищенной в 1968 г. во Всесоюзном научно-исследовательском институте кормов.

Питомник многолетних трав (свыше 350 видов, 500 образцов) в 1966 г. был перенесен на территорию ботанического сада Ставропольского научно-исследовательского института сельского хозяйства (СНИИСХ), куда В. Г. перешел на работу. Фонд питомника широко используется селекционным центром института, служит базой для исследований по диссертационным темам. Работу с коллекцией многолетних трав В. Г. проводит во взаимосвязи с исследованием флоры и растительности кормовых угодий.

Около 90 статей и книг написал В. Г. В них, помимо решения флористических вопросов, много места уделено мерам улучшения кормовых угодий, распространению сорных растений и борьбе с ними, выявлению и заповеданию наиболее ценных степных и луговых сообществ с целью охраны редких и исчезающих видов растений (свыше 160 видов). В. Г. составил также карту растительности Ставропольского края.

В настоящее время В. Г. — доктор-консультант СНИИСХ — продолжает вместе с учениками и коллегами интенсивную полевую работу. Много времени уделяет он руководству аспирантами, оппонированию диссертаций.

В. Г. всегда щедро делится своими знаниями с начинающими ботаниками. Высокий авторитет В. Г. как ученого, вместе с тем простота и обаяние привлекают к нему людей.

Пожелаем дорогому юбиляру здоровья, бодрости, новых творческих успехов.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. Г. ТАНФИЛЬЕВА (1927—1977)

1927. Дополнение к флоре окрестностей Одессы. Зап. Одесск. общ. естествоисп., 48 : 1—2.

1928. О влиянии Днепра на пресноводную флору окрестностей Одессы. Зап. Одесск. общ. естествоисп., 44 : 221—226. (Совместно с А. К. Макаровым).

О запаздывании фаз развития растений в юго-восточной части г. Одессы. Зап. Одесск. общ. естествоисп., 44 : 213—220.

О наиболее лесопригодных местах в окрестностях Одессы. Сб. по вопросам акклиматизации растений и животных «Югоклимат», 4. Одесса : 6—7.

О понижении горизонта вскипания под влиянием поливки. Почвоведение, 1—2 : 96—98.

1929. ГеоботанІчне описання Акаржинського струмка. Вестн. Одесск. комис. краевед. : 52—64.

Пойма р. Тилигула и ее растительность. Зап. Одесск. общ. естествоисп., 45 : 91—116.

Пойменные районы р. Ингула и их растительность. Тр. Южн. обл. мелиоративной организации, 9. Одесса : 99—111.

1929—1930. Краткий очерк природных условий Урупской зоотехнической опытной станции. Изв. Урупск. опыт. ст., 4 : 1—10.

Описание естественных кормовых угодий Урупской опытной станции. Там же : 1—32.

1931. Влияние на урожай сена зимнего выжигания отавы. На стройке социалистического животноводства, 3 : 54.

1933. К методике учета массы травы. Коэффициенты ножницы-сенокосилка. Бот. журн. СССР, 18, 1—2 : 99—102.

1934. БотанІчно-географІчний нарис долини Інгула. Журнал Інституту ботанІки ВУАН, 2 : 76—116. (Совместно с М. И. Котовым).

1936. О борьбе с тырсой на пастбище. Пробл. животновод., 4 : 95—105.

Опыты по выжиганию старой сухой травы в условиях степной зоны. Сов. бот., 6 : 82—88.

1939. Борьба с тырсой (ковылем-волосатиком). В кн.: Всесоюзный научно-исследовательский институт овцеводства и козоводства. Пастбища для овец в южной европейской части СССР. Сельхозгиз : 3—82.

О влиянии выпаса на степные злаки. Сов. бот., 3 : 100—105.

1940. Влияние отчуждения надземной массы на состояние многолетних степных трав. Вестн. с.-х. науки. Кормодобывание, 4 : 17—28.

Инструкция по сбору семян дикорастущих трав в Орджоникидзевском крае. Орджоникидзевский краевой земельный отдел. Пятигорск : 1—16.

О кормовом достоинстве диких трав Северного Кавказа. Вестн. с.-х. науки. Кормодобывание, 5 : 18—25.

Основные мероприятия по правильному использованию и улучшению степных пастбищ и сенокосов в Орджоникидзевском крае. Орджоникидзевский краевой земельный отдел. Пятигорск : 1—14.

Приемы борьбы с крымским репеем или люцерной малой — засорителем шерсти овец. Шерстяное дело, 3—4 : 34.

1941. Вопросы правильного использования и улучшения естественных пастбищ в сухой степи. В кн.: Кормопроизводство на юго-востоке СССР, ВАСХНИЛ : 42—47.

Люцерна малая — засоритель шерсти овец. Природа, 4 : 80—81.

О влиянии различных сроков использования на состояние и урожайность степных кормовых трав. Сов. бот., 4—6 : 90—97.

1955. Краткий очерк растительности предгорной полосы Черкесской автономной области. Матер. по изуч. Ставроп. края, 7 : 127—134.

1956. Материалы для изучения флоры Черкесской автономной области. Матер. по изуч. Ставроп. края, 8 : 183—190.

1957. Меры борьбы с засорителем шерсти овец люцерной малой. Бюл. науч.-техн. информации за 1956 г. Всесоюзный научно-исследовательский институт овцеводства и козоводства 3 (25) : 131—137. (Совместно с А. К. Дударем).

Создание прочной кормовой базы. В кн.: Мероприятия по увеличению производства с.-х. продукции с каждых 100 га земельных угодий применительно к природно-экономическим зонам Ставропольского края. Ставрополь : 157—200. (Совместно с К. Хлыстуном, З. В. Силенко, А. К. Дударем, Б. Г. Варвариным).

1959. Действие гербицида 2,4-д на различные виды растений. Бюл. МОИП, отд. биол., 64 (5) : 77—88.

1960. Новое местонахождение редкого Ставропольского эндема — молочая остистого. Матер. по изуч. Ставроп. края, 10 : 326—327. (Совместно с В. В. Скрипчинским).

О некоторых дикорастущих растениях, используемых населением в Ставропольском крае. Там же, 10 : 321—325.

Опыты подкормки сенокосов и кормовых трав. Бюл. науч.-техн. информации. Всесоюзный научно-исследовательский институт овцеводства и козоводства, 4 (26) : 229—237.

Перспективы введения в культуру новых бобовых трав. В кн.: Производство и использование белковых кормов. Ставрополь : 140—143.

Приемы борьбы с сорняками на пастбищах. Сельское хозяйство Северного Кавказа, 1 : 84.

Растительность Скалистого хребта между р.р. Лабой и М. Зеленчуком. Матер. по изуч. Ставроп. края, 10 : 203—221.

1961. Новый вид сорняка на полях Северного Кавказа. Бот. матер. Гербария Ботанического института АН СССР, 21 : 133—135. (Совместно с Я. И. Прохановым).

Очищайте пастбища от сорняков. Овцеводство, 6 : 29.

1962. Горные луга Карачаево-Черкесии и их улучшение. Карач.-Черкес. кн изд., Черкесск : 1—38.

Луговые степи Ставропольского края. В кн.: Тез. докл. I конф. по флоре, растительности и растительным ресурсам Северного Кавказа, Нальчик : 41—42.

Очерк растительности предгорий Кавказа в пределах Ставропольского края. Тр. Одесск. гос. унив., 52, 9 : 133—138.

1964. Исследование флоры Ставропольского края. Матер. по изуч. Ставроп. края, 11 : 100—110. (Совместно с Ю. А. Дударем, В. Н. Кононовым, В. В. Скрипчинским).

Новые данные по флоре Ставропольской возвышенности. Там же, 11 : 111—125. (Совместно с В. Н. Кононовым).

Результаты фенологических наблюдений над кормовыми многолетними травами. Там же, 11 : 284—289.

1965. Катраны Ставрополья и испытание их в культуре. Раст. ресурсы, 4 : 577—583.

1967. Геоботаническое районирование Ставропольской возвышенности и Манычской впадины. Матер. межвуз. конф. по геоботаническому районированию СССР. Изд. МГУ : 166—173. (Совместно с В. Н. Кононовым).

Дикие кормовые травы Ставропольского края, их биологические особенности и перспективы введения в культуру. Автореф. доктор. дис., Ставрополь : 1—45.

Изучение, подбор, размножение и введение в культуру дикорастущих многолетних трав. В кн.: Научно-исследовательские работы Всесоюзного научно-исследовательского института овцеводства и козоводства за 1965 г. (краткое содержание). Ставрополь : 67—68.

Коллекция видов, форм и сортов кормовых растений ботанического сада и перспективы ее практического использования. В кн.: Тез. докл. науч. произв. конф., посвященной 50-летию Великой Октябрьской революции. Ставроп. науч.-иссл. инст. с. х., 2 : 89—90. (Совместно с Л. И. Пешковой).

1968. Биологические и хозяйственные особенности основных видов многолетних трав степной зоны. В кн.: Организация культурных пастбищ для овец и семеноводство многолетних трав. Тез. докл. семинара 28 V—1 VI 1968. Ставрополь : 23—27.

Карта растительности. Атлас Ставропольского края. (Совместно с В. Н. Кононовым и В. Г. Гниловским).

Об изучении степных целин Ставрополья. В кн.: Матер. научн.-метод. конф. Ставроп. науч.-иссл. инст. с. х., ч. 3 : 55—57.

Система мероприятий по улучшению и рациональному использованию естественных кормовых угодий. В кн.: Основы рациональной системы ведения сельского хозяйства в Ставропольском крае. Ставрополь : 452—465. (Совместно с А. К. Дударем, Н. Ф. Храмцовой, Н. И. Басовым и др.).

1969. Перспективные кормовые травы для испытания в целях создания культурных пастбищ в Ставропольском крае. Тр. Ставроп. науч.-иссл. инст. с. х., 7. Кормопроизводство : 102—110.

Целинные степи Ставропольского края. В кн.: Матер. межвуз. симп. по изучению природы степей. Одесса : 142—143.

1970. Испытание и введение в культуру дикорастущих многолетних трав на Северном Кавказе. Тр. Всес. науч.-иссл. инст. овцеводства и козоводства, 29, 2 : 72—79.

Кущение разновозрастных растений многолетних злаков. Тр. Ставроп. научн.-иссл. инст. с. х., 10. Морфогенез растений, 1 : 126—136. (Совместно с Т. Д. Драничниковой и Л. И. Пешковой).

1971. Искусственное восстановление первичных типов растительности как составной части природных биогеоценозов. Бот. журн. 56, 12 : 1725—1739. (Совместно с В. В. Скрипчинским, Ю. А. Дударем, Л. И. Пешковой).

Опыт воссоздания луговой степи и возможности его использования для классификации растительности. В кн.: Совещ. по классификации растительности. Тез. докл. Ленинград : 34—36. (Совместно с Ю. А. Дударем и В. В. Скрипчинским).

Очерки степной растительности Ставропольского края. Матер. по изуч. Ставроп. края, 12—13 : 79—9 .

Почвы и растительность природных пастбищ и сенокосов Ставропольского края. В кн.: Культурные пастбища и сенокосы на Северном Кавказе, Ставрополь : 14—23. (Совместно с А. Я. Антыковым)

Целинные степи Ставропольского края. Бот. журн., 56 : 692—701.

1972. Воссоздание травянистых растительных сообществ в Ставропольском ботаническом саду. В кн.: Тез. докл. к зональной науч.-метод. конф. Ставропольского научно-исследовательского института сельского хозяйства, 3 : 75—77. (Совместно с Ю. А. Дударем и В. В. Скрипчинским).

Карта растительного покрова Ставропольского края. Там же : 78—80.

Некоторые итоги интродукции новых кормовых трав в Ставропольском ботаническом саду. Там же : 70—71. (Совместно с В. В. Кравцовым).

Опыт создания естественных и искусственных лугов путем посадки дерна в свете проблемы эрозии почвы. В кн.: Результаты исследований, разработка и внедрение научных рекомендаций по защите почв от ветровой эрозии в европейской части СССР. Тез. докл. Ставрополь : 95—97. (Совместно с В. В. Скрипчинским, Ю. А. Дударем, В. В. Кравцовым).

О распространении ковылей в Ставропольском крае. Бот. журн., 57, 8 : 926—931. (Совместно с В. Н. Кононовым).

1973. О геоботанической карте Ставропольского края. Географические проблемы изучения, охраны и рационального использования природных условий и ресурсов Северного Кавказа. Тез. докл. Ставрополь : 21—22.

Пути воссоздания уничтоженных природных биогеоценозов. В кн.: Тез. докл.

5-го делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. Киев : 53—56. (Совместно с В. В. Скрипчинским и Ю. А. Дударем).

Растительность Ставропольского края. Изв. Сев.-Кавк. научн. центра высшей школы, 3. Ростов-на-Дону : 38—42.

Травянистая растительность плакорных целин по профилю от Ставропольской возвышенности до Скалистого хребта. Научные достижения — сельскому хозяйству, 1 : 221—222.

1974. Испытание некоторых горных и высокогорных растений на Ставропольской возвышенности в условиях питомника. В кн.: Тез. докл. VI Всес. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Ставрополь : 266—269.

Растительность по профилю Ставропольская возвышенность—Приэльбрусье. Там же : 139—141.

1975. Новые многолетние травы для улучшения пастбищ и сенокосов в Ставропольском крае. Тр. Ставроп. научн.-иссл. инст. с. х. Новые виды и формы садов. и декор. раст., 17 : 150—159. (Совместно с В. В. Кравцовым).

О долголетии злаковых, бобовых и некоторых других трав. Там же : 196—204.

Сорные растения Ставропольского края. Тр. Ставроп. научн.-иссл. инст. с. х., 32. Ставрополь : 1—289.

1976. Из опыта создания экспозиции «Флора Ставропольского края в ценозах», используемой для сохранения редких видов растений. Тр. Ставроп. научн.-иссл. инст. с. х., 39 : 82—88. (Совместно с В. В. Скрипчинским, М. М. Джуккаевым, Д. С. Дзыбовым и др.).

Краткий обзор редких и исчезающих видов растений флоры Ставропольского края, подлежащих охране. Там же : 120—139. (Совместно с Д. С. Дзыбовым, Вл. В. Скрипчинским, Г. Т. Шевченко).

Некоторые сведения об изменении растительности Ставрополья за последние столетия. Матер. по изуч. Ставроп. края, 14 : 39—45.

Поймы рек Ставропольского края и их растительность. Тр. Ставроп. научн.-иссл. инст. с. х. Почвоведение, 30 : 52—64.

Растительность поймы р. Егорлык. Там же : 65—75. (Совместно с А. И. Луценко и Ю. А. Дударем).

Сохранившиеся участки целинной растительности Ставропольского края с редкими видами растений, нуждающиеся в охране. Тр. Ставроп. научн.-иссл. инст. с. х. Охрана ценных, редких и исчезающих видов растений Ставропольского края, 39 : 23—32. (Совместно с Д. С. Дзыбовым).

1977. Дикорастущие растения Ставропольского края, 1. Тр. Ставроп. научн.-иссл. инст. с. х., 26 : 1—196.

Интродукция травянистых растений. Многолетние кормовые травы. Там же, 43 : 36—44.

Испытание некоторых горных кормовых растений Ставропольской возвышенности в условиях питомника. В кн.: Тр. Ставроп. научн.-исслед. инст. с. х. Использование растительности высокогорий Советского Союза: 77—84.

К геоботанической характеристике вершин Скалистого хребта и плато Бечасын на Северном Кавказе. В кн.: Вопр. изуч. и освоен. флоры и растительности высокогорий VII Всес. совещ. Тез. докл. Новосибирск : 106—107. (Совместно с Д. С. Дзыбовым и др.).

Растительность природных сенокосов и пастбищ Ставропольского края. 1. Тр. Ставроп. научн.-иссл. инст. с. х., 35 : 1—103. (Совместно с Д. С. Дзыбовым и Ю. А. Дударем).

Результаты интродукции кормовых и отчасти декоративных растений из семейства злаковых, бобовых и некоторых представителей разнотравья. Там же, 34 : 7—29. (Совместно с В. В. Кравцовым).

Флора Ставропольского края в ценозах. Ботанический состав ценозов. Там же, 43 : 121—136. (Совместно с М. М. Джуккаевым и Д. С. Дзыбовым).

Ценные участки природной растительности. В кн.: Природа Ставрополья. Ставрополь : 143—154. (Совместно с В. В. Скрипчинским).

Д. С. Дзыбов, В. Н. Кононов.

Ставропольский научно-исследовательский институт сельского хозяйства.

Получено 27 III 1978.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК (044.1/.2)

По поводу рецензии М. Э. Кирпичникова «Так ли нужно писать „Руководства“?» (Бот. ж., 62, 1, 1977)

A. I. GALUSHKO. (A REVIEW). ON THE REVIEW «IS THAT THE WAY „MANUALS“ SHOULD BE WRITTEN?» BY M. E. KIRPICZNIKOV

Говоря о «Руководстве» А. И. Галушко, написанном для авторов «Флоры Северного Кавказа», М. Э. Кирпичников утверждает, что «это громкая и нескромная» инструкция, что она «не принесет пользы», а созданная по его (А. И. Галушко) принципам «Флора» вряд ли будет хорошей. Прежде чем перейти к рассмотрению всех замечаний рецензента, выскажем несколько общих положений.

Ни одну свою работу, в том числе «Руководство», я никогда не считал лишенной недостатков. Некоторые неточности «Руководства» правильно подмечены М. Э. Кирпичниковым. Например, в третьем принципе (с. 3) по ошибке напечатано «приводится», вместо «проводится». В тексте «Общих положений» (пункт 9, с. 7) напечатано: «Сев. Европ. СССР» вместо «Сев. Европ. ч. СССР». Неправильно переведено латинское слово «suffrutex» (с. 13). Все это, конечно, досадно. К числу ошибок относится использование устаревшего написания «базионимум» вместо «базионим». Что касается слов «тезис» и «антитезис», приводимых вместо «теза» и «антитеза», то здесь можно и не согласиться, несмотря на то что зоологи и палеонтологи, по утверждению рецензента, пишут «теза» и «антитеза» (теза и антитеза — суть тезис и антитезис. В словарях русского языка слова «теза» и «антитеза» отсутствуют).

«Руководство», о котором идет речь, было напечатано как рабочая инструкция, предназначенная для авторов «Флоры Северного Кавказа», и было разослано им в количестве 25 экземпляров. Два экземпляра посланы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН, Ленинград), по одному — в Институты ботаники закавказских республик.

Я не утверждаю, что критиковать такие работы нельзя. Речь идет о другом. Тот, кто читал рецензию, узнал лишь одну сторону, не имея никакого представления о рецензируемой работе. Было бы правильнее в связи с этим, публикуя рецензию, опубликовать и «Руководство», ведь имеется и другая оценка этой так называемой «брошюры», например сотрудниками кафедры высших растений Московского и Ленинградского государственных университетов и группы сотрудников Отдела высших растений БИНа.

Теперь о замечаниях по существу «Руководства», ибо оно и является, по мнению рецензента, порочным.

Первое замечание относится к констатации факта, что «Флора Северного Кавказа» и «Флора Нижнего Дона» будут издаваться разными изданиями. По мнению рецензента, их можно печатать вместе.

Объясняя свою позицию, рецензент утверждает, что одну и ту же флору могут исследовать разные ученые. Но разве в «Руководстве» говорится, что не могут? Дается ссылка на В. Л. Комарова и Э. Хультена, которые когда-то оба занимались флорой Камчатки. Почему бы не сослаться на сотни исследователей Кавказа, которые изучали кавказскую флору

одновременно, и на этом основании предложить писать «Флору Армении» и «Флору Грузии» вместе? В «Руководстве» говорится о том, что фактически делается и почему именно так делается. Надо думать, что северокавказские ботаники и ботаники Нижнего Дона по данному вопросу могут иметь собственное мнение.

Второе возражение — по применяемой системе. Что хотел сказать по данному вопросу рецензент? Что система Энглера плохая? Но разве ему не известно, что все системы при линейном расположении таксонов, придерживаться которого приходится при составлении «Флор», «Определителей» и гербариев, неудовлетворительны? Разве он не знает, что вообще вполне удовлетворительной системы не существует? Не по этой ли причине «Растительность Колхиды» («Определитель», 1961) А. А. Колаковского написана по системе латинского алфавита. Крайность? Возможно, но вынужденная и вполне правомочная. Новые системы оперируют, кроме того, крупными таксонами (начиная от порядков, редко семейств). Многие из них, с точки зрения филогенетической, не хуже системы Энглера, но и не лучше. Это мнение отнюдь не только А. И. Галушко. Большинство (около 90%) «Флор» и «Определителей», изданных в СССР за последние 60 лет, в том числе «Флора СССР», написаны по системе Энглера. Гербарий БИН АН СССР и почти все другие Гербарии страны и мира расположены по системе Энглера. По этой системе издавались не только старые «Флоры» и «Определители», но и новые и новейшие, например «Определитель растений Крыма» (1972), «Флора северо-востока европейской части СССР» (под ред. А. И. Толмачева, 1974—1975), «Определитель высших растений Молдавской ССР» Т. С. Гейдеман (1975) и т. д. К ней часто обращаются и зарубежные авторы: «Flora of the Rocky Mountains and adjacent plains» (Rydberg, 1969), «Flora of Alaska» (Hultén, 1974). И что особенно показательно, «Manual of Vascular Plants of Northeastern United States and Adjacent Canada» (Gleason, Cronquist, 1963) издана по системе Энглера (разумеется, модернизированной). Так что и второе обвинение в адрес «Руководства» необоснованно.

Касаясь второго принципа «Руководства», суть которого заключается в том, что таксоны рангом выше вида понимаются во «Флоре Северного Кавказа» узко, рецензент высказывает не только несогласие, но и утверждает, что такая позиция вряд ли оправдана, особенно для локальной флоры. Если сейчас многие советские ботаники признают семейства *Peganaceae*, *Hydrangeaceae*, *Asparagaceae*, *Alliaceae*, то отнюдь не в связи с изучением местных материалов. Что значит понимать «узко» ботаникам, в первую очередь флористам и систематикам, объяснять не нужно. В «Руководстве» приводится пример, поясняющий взгляды авторов «Флоры Северного Кавказа». Признавая самостоятельность семейств *Hydrangeaceae*, *Asparagaceae* так же, как и родов *Vavilovia*, *Kemulariella*, *Psephellus*, *Ptarmica*, мы показываем, что понимаем таксоны узко. Северокавказские ботаники считают, что укрупнение таксонов (семейств, родов, видов) ведет к потере информации. Однако свою точку зрения они никому не навязывают. Так считают не только северокавказские ботаники. Просто не верится, что рецензент серьезно заявляет, что узкое понимание таксонов неприемлемо для локальных флор. Неужели во «Флоре Северного Кавказа» *Philadelphus caucasicus* нужно помещать в сем. *Saxifragaceae*, поскольку Северный Кавказ — локальная флора, а во «Флоре СССР» — в сем. *Hydrangeaceae*, так как, по мнению М. Э. Кирпичникова, эта флора не локальная. Неужели род *Vavilovia* во «Флоре Армении» должен рассматриваться как *Pisum*?

Касаясь третьего принципа, утверждающего, что во всех обработках проводится как более прогрессивная монотипическая концепция вида, но что авторы могут выполнять свои обработки с позиций политипической концепции, М. Э. Кирпичников восклицает, что здесь декларируется отступление от принципа и что из второй части фразы — «оригинальность их (авторов) взглядов, если последние базируются на морфолого-географическом методе, будет отмечена» — якобы следует запрещение исполь-

зования совокупности методов. Первая часть фразы — отнюдь не отступление от принципа. В ней говорится о праве авторов иметь собственную точку зрения. Неужели жесткие требования, исключающие свободу действия, — лучший вариант? Почему лишь односторонний подход есть принцип? Вряд ли рецензент станет утверждать, что качество обработок определяется концепциями, а не способностями исследователей. Авторы «Флоры СССР» стояли на позициях монотипического вида. Авторы других «Флор» пытаются использовать принципы политипического вида, но и им это не удается делать последовательно. В результате — не разнокачественность работ (этого не избежать), а разнобой. Северокавказские ботаники пытаются сделать свою «Флору» более единообразной, однако не за счет принуждения авторов работать по одному плану и не путем создания коллектива единомышленников. Ни первое, ни второе невозможно, даже если оказалось бы правильным. Достичь этого можно путем приведения результатов отдельных обработок к «общему знаменателю». Как это будет осуществляться, вопрос другой.

Не имеет большого значения, какой ранг присвоен таксону: вида или подвида. Важно, чтобы выделяемая единица была объективно, а не субъективно существующей. А это значит прежде всего, что она должна морфологически отличаться от других единиц (таксонов) и иметь собственный ареал. Если нет первого или второго, тогда перед нами не вид и не подвид. Никто не утверждает, что другие методы, кроме морфолого-географического, не важны, никто не выступает против совокупности методов. Речь вообще не идет о методах исследования. Автор волен использовать все известные ранее методы и вновь разработанные. Морфолого-географический метод, однако, есть основной метод систематики. Он больше других пригоден для оценки результатов систематических обработок. Как инструмент анализа этот метод более универсален и более совершенен. Глубоко заблуждаются те, кто считает, что морфологические признаки — внешняя форма. Если имеются морфологические (морфология в широком смысле) и географические отличия, разве мы не согласимся с тем, что перед нами таксоны, независимо от того, есть ли отличия в хромосомных числах или химическом плане. Но станем ли мы утверждать нечто подобное, если отсутствуют морфологические отличия и нет собственного ареала? Если не станем, то в «Руководстве» правильно обращено особое внимание на морфолого-географический метод.

Упрек в отношении «Перечня литературы», обязательной для цитирования, столь же необоснован. Никто не утверждает, что другие работы, кроме перечисленных, нельзя цитировать, в том числе первое издание «Флоры Кавказа» А. А. Гроссгейма (1928—1934) и «Определитель. . .» И. С. Косенко (1970). Эти работы не попали в «Перечень» потому, что необязательно должны цитироваться при каждом виде. Такие работы цитируются по усмотрению авторов, обрабатывающих тот или иной род, как это делается во всех «Флорах». Не надо забывать, что второе издание «Флоры Кавказа» включает в себя первое, ибо написано на его основе и тем же автором. Первое издание «Флоры» А. А. Гроссгейма использовано, кроме того, во «Флоре СССР», а указание на нее при цитировании источников является обязательным. Второе издание «Флоры Кавказа» в отличие от первого полнее и вернее отражает взгляды самого А. А. Гроссгейма. По аналогичной причине в «Перечень» не включена работа «Деревья и кустарники СССР». Что касается «Определителя. . .» И. С. Косенко, то непонятно, к чему приведен этот пример? По ряду веских причин «Определители» во «Флорах» вообще не цитируются, о чем не может не знать рецензент. Разве во «Флоре СССР» «Определители» Маевского, Талиева, Станкова цитировались обязательно? Цитируются ли они сейчас во «Флоре европейской части СССР» или «Flora Europaea»? Некоторые «Определители» цитируются, но лишь в отдельных случаях, когда в этом имеется особая необходимость. Таким необходимым на данном этапе развития флористики на Северном Кавказе является «Определитель» А. А. Гроссгейма, поскольку он — продукт «Флоры Кавказа».

(1-го и 2-го издания) и печатался до завершения 2-го издания «Флоры Кавказа».

Кроме «Определителя. . .» И. С. Косенко, который все мы, северокавказские ботаники, высоко ценим, не включены в «Перечень» «Определители» П. Л. Львова и А. И. Галушко. Не обязателен для цитирования также «Определитель злаков Северного Кавказа» Р. М. Середина.

Вряд ли можно считать, что цитирование во «Флоре европейской части СССР» (под ред. Ан. А. Федорова) проводится неудачно. Наоборот, оно очень рационально. Такая форма цитирования иллюстрирует преемственность в науке и нежелание авторов беспричинно увеличивать объем своих обработок, нагромождая вместо синонимов никому не нужные указания на неправильные определения. Форма цитирования, принимаемая во «Флоре Северного Кавказа», аналогична цитированию, принятому во «Флоре европейской части СССР», и ее северокавказские ботаники считают правильной.

К необязательным для цитирования источникам относятся работы Биберштейна, Мейера, Ледебура, Буасье, Липского, Шмальгаузена, Кузнецова. Эти работы необязательны не потому, что они недооцениваются редакционной коллегией «Флоры», и не потому, что о их существовании не знает автор «Руководства», а лишь потому, что все они цитируются во «Флоре СССР». Но они должны цитироваться, если окажется, что научные взгляды Мейера, Буасье и других авторов не тождественны таковым авторов «Флоры СССР». Но обязательно ли вообще цитирование?

Рецензент далее говорит о районировании Северного Кавказа, приводимом в «Руководстве», и о расчленении Земного шара на флористические области, которые, по его мнению, «поразительны»! Образцом, видимо, следует считать районирование, принятое авторами «Флоры СССР», согласно которому Северный Кавказ разделен на два района (Предкавказье, включающее горы и полупустынные равнины, и Дагестан). Северокавказские ботаники (и не только они) знают, что флоры по крайней мере шести областей Северного Кавказа больше отличаются друг от друга, чем флоры всех регионов европейской части СССР. Если на каком-то этапе флористических исследований принятое во «Флоре СССР» районирование могло удовлетворять, то в наше время оно требует доработки. Ведь речь идет о флоре Северного Кавказа, т. е. о региональной флоре, а для нее необходимо более дробное районирование. Именно такое районирование приводится в «Руководстве». Возможно, предлагаемое районирование не лишено недостатков, как и все другие схемы, но тогда о них и следовало писать.

Особенно потрясло рецензента то, что: 1) Средняя Азия приводится вместе с Казахстаном, «который не то же самое, что Средняя Азия»; 2) выпали Балканы, Армяно-Курдистанский район, Афганистан и мн. др.; 3) допускается «странная» последовательность расположения районов: «Иран, Центр. Азия, Гим., Япон.-Кит., Индия»; 4) Индия и Гималаи перечисляются не друг за другом, что «неестественно, так как Индия и Гималаи должны стоять рядом».

Что касается объединения Средней Азии и Казахстана, то со Средней Азией в «Руководстве» объединяется та часть административного Казахстана, которая флористически является продолжением Средней Азии и вместе с ней образует единый регион. Так понимают Среднюю Азию авторы «Флоры СССР», Е. М. Лавренко (1956), М. Зохари (Zohari, «Flora Palestina», 1966), обособивший Средне-Азиатскую провинцию в пределах Ирано-Туранского субрегиона (M-AS, East Irano-Turanian subregion), и А. Л. Тахтаджян (1970), выделивший Туранскую, или Арало-Каспийскую, провинцию в пределах Центрально-Азиатской подобласти. Если рецензент имеет на этот счет другую точку зрения, то ее следует изложить и обосновать.

Ни Балканы, ни другие районы в «Руководстве» не потеряны. Все эти регионы там имеются, и узнать, частью какого, более крупного региона они являются, нетрудно, во всяком случае, для ботаника-географа.

Наконец, почему приведенный нами ряд «Иран, Центр. Азия, Гим., Япон.-Кит., Индия» плохой и почему «Гим.» должны непременно быть рядом с «Индией»? Гималаи в перечне стоят между Центральной Азией и Японо-Китайской областью. В другом месте они стоять не могут, хотя это и кажется «поразительным». Гималаи — часть Голарктического царства, их флора за исключением низкогорий генетически связана с японо-китайской флорой. Это опять-таки мнение не только автора «Руководства». Это следует из карты Е. М. Лавренко (1956). Никаких сомнений по этому вопросу не оставляет карта М. Зохари (Zohari, 1966), карта и характеристики Японо-Китайской области А. Л. Тахтаджяна (1970).

Что касается Индии, то ее флора относится к другому царству — не Голарктическому, да и географически Индия лежит значительно южнее (!). Во «Флоре европейской части СССР» (т. I, 1974) Гималаи располагаются так же как во «Флоре Северного Кавказа»: «Тибет, Гим., Япон.-Кит., Индия». Так что указание рецензента о том, что Индия и Гималаи должны стоять рядом, не является необходимым ни с точки зрения родства флор, ни узаконенного порядка цитирования географических объектов, ни русского алфавита.

Немало в рецензии «прочих» замечаний относительно географии видов, комментировать которые излишне, поскольку ответ на них можно найти в самом «Руководстве», если перелистать его до конца. Так, в нем есть ответы на вопросы, почему перечень областей и указание на общее распространение видов не является строго обязательным, почему любое указание на общее распространение должно быть точным и понятным и почему оно обязательно должно включать Северный Кавказ.

За примерами, показывающими, какой не должна быть критика, далеко ходить не надо. Так, М. Э. Кирпичников (1959) во «Флоре СССР» (т. 25, с. 401), говоря о распространении для Кавказа вида *Gnaphalium caucasicum* Somm. et Levier, указывает: «Предкавказье, Зап., Вост., Южн. Закавказье». Хорошо это или плохо? В пределах так называемого настоящего Предкавказья этот вид вообще не встречается. Если иметь в виду лишь горную часть Большого Кавказа (до Дагестана), то и тогда указание неверно, ибо *G. caucasicum* встречается на Западном и частично Центральном Кавказе, до р. Терек. Таким образом, это указание неточно. То же самое можно сказать в отношении распространения *G. supinum* L.: «все районы, кроме Тал.» (пример не строго обязательной формы, той самой формы, по поводу которой рецензент, увидев ее в «Руководстве», воскликнул: «Удивительно, но факт!»). В соответствии с требованием «Флоры Северного Кавказа» в первом случае следует написать: «Большой Кавказ, зап. часть, до р. Терек», во втором: «все высокогорные районы, кроме Талыша». Вводя слова «зап. часть, до р. Терек» и «высокогорные», мы делаем указания более точными, соответствующими требованиям «Руководства». Разве это хуже?

Рецензенту не нравятся иллюстрации, которые предположительно должны быть в виде таблиц с изображением таксономически важных признаков и только в отдельных случаях — всего растения. М. Э. Кирпичников утверждает, что «систематики скорее согласятся с тем, что хорошее изображение общего вида растения нехуже и очень полезно. . .» (разрядка моя, — *А. Г.*). Показать общий облик растений неплохо, но для систематика все-таки важнее детали, особенно те, по которым различаются виды, в том числе близкие. Такие рисунки — не просто иллюстрации растений, а графическое дополнение к диагнозу. Видимо, и сам рецензент не уверен в своей правоте, иначе зачем «скорее» и «не хуже»?

Раздражен рецензент и тем, что «в качестве модели рекомендуется обработка, выполненная самим А. И. Галушко, даже включая образец текста на латинском языке», который далеко не «образцовый». Единственный пример — неточный перевод слова suffrutex, остальное — голословное заявление, мол, «есть и другие ошибки». Возможно, ошибки имеются, но эти ошибки оказались за пределами того, что рецензент был способен увидеть. А ведь за разделом 14 «Руководства» следуют не просто какая-то

обработка и не один диагноз. Далее приводится большое число разных примеров описаний, цитирования, примечаний, указаний на географическое распространение в пределах Северного Кавказа и земного шара. Этот раздел занимает половину объема «Руководства». Он — иллюстрация всего того, о чем говорится в «Принципах», и ключ для их понимания. Вот здесь-то замечания, касающиеся существа, и были бы ценными. Однако сказать по существу, видимо, труднее, чем просто вести разговор о том, можно или нельзя объединять «Флоры» разных географических областей в одной книге, и о том, что Гималаи и Индия должны стоять рядом, и т. д.

Сказанного, видимо, достаточно. Если исправить «Руководство» по схеме М. Э. Кирпичникова, то выйдет действительно нечто совершенно непригодное.

В заключение отмечу, что рецензия М. Э. Кирпичникова не содержит научного анализа «Руководства». К тому же она написана не по-товарищески. Да и вообще — вряд ли это рецензия.

А. И. Галушко.

Северо-Кавказский научный центр высшей школы,
Ростов-на-Дону.

Получено 30 V 1978.

УДК 019.941 : 002.01 : 633.2/.3

Естественные кормовые ресурсы СССР и их использование. Отв. ред. Т. С. Хачатуров. М.: «Наука», 1978. (АН СССР. Комис. по изучению производит. сил и природных ресурсов). 181 с. Ц. 1 р. 30 к.

B. M. MIRKIN. T. S. HACHATUROV (ED.). NATURAL FORAGE RESOURCES OF U.S.S.R AND THEIR USE

Познание развивается двумя взаимопроникающими и взаимодополняющими процессами дифференциации и интеграции наук. Интеграция происходит на стыке двух или нескольких наук в результате диалектического сочленения их разделов. Пример новой науки, зарождающейся на наших глазах, экономическая экология, решающая вопросы оптимизации использования природных ресурсов. Рецензируемый сборник выпущен под грифом Комиссии по изучению производительных сил и природных ресурсов АН СССР и может рассматриваться как «первая ласточка» экономической экологии.

В период усиления воздействия человека на биосферу вопросы экономико-экологической оценки и определения оптимального направления использования каждого участка биосферы в связи с его потенциальными возможностями ставятся во главу угла как в нашей стране, так и во всем мире. Достаточно вспомнить проблематику 13 тома фундаментального международного издания «Руководство по науке о растительности», который имел подзаголовок «Применение науки о растительности к пастбищному хозяйству» (см. рец. Миркин, Назирова, 1978).

Экономическая экология пастбищ должна впитать огромную информацию биолого-экологического характера, причем данные о биологии, экологии, фитоценологии и географии систематизируются именно в экономическом аспекте. При этом фитоценолог не должен сам рассчитывать экономическую эффективность того или иного мероприятия, но он излагает результаты исследования (выделение типов угодий, составление карт, определение запасов биомассы и протеина, предельно допустимая и оптимальная емкость пастбищ и т. д.) таким образом, чтобы это могли сделать экономисты. Забегая вперед, отметим, что пока достичь «эстафетности» авторам сборника не удалось. Значительная часть статей гео-

ботанического и экологического характера посвящена кормовым ресурсам «вообще» и не дает оснований для последующей экономической интерпретации, которая пока строится на обобщенных и огрубленных данных различных отчетов хозяйственных организаций. Это ухудшает общее впечатление от сборника.

Чтобы облегчить ориентацию в многоплановом содержании сборника, сгруппируем вошедшие в него статьи по разделам.

1) Общие вопросы эколого-экономической оценки кормовых ресурсов и определяющих их факторов (Т. С. Хачатуров и И. В. Гулидова, с. 5—21; П. Н. Полищук и А. Г. Шишкин, с. 22—34; А. Н. Ракитников, с. 35—47; И. С. Половенко, с. 48—55; Р. И. Тоомре, с. 56—65; С. И. Ваничкина, с. 66—73).

2) Вопросы экологической типологии и характеристики на этой основе естественных кормовых угодий отдельных регионов (М. П. Павлова и И. Т. Кузьменко, с. 153—160; Л. И. Номоконов, с. 79—93; В. И. Устинов, с. 168—177).

3) Детальные стационарные исследования функционирования сенокосных и пастбищных экосистем (А. В. Городецкий, Т. Л. Быстрицкая, В. В. Осычнюк, А. П. Генов, Н. П. Шупранов, Л. А. Нечта, с. 116—132; А. А. Горшкова, с. 140—152; С. И. Ваничкина, Н. В. Котляревская, Н. Г. Мурашова, с. 94—97).

4) Вопросы охраны природы как элемента системы рационального использования естественных кормовых ресурсов (И. Т. Кузьменко, А. Н. Тюрюканов, с. 133—139; М. П. Шилов, с. 161—167; Е. С. Павловский, с. 74—78).

5) Обзорные статьи, подводящие итоги науки и практики рационального использования естественных кормовых угодий за рубежом (И. П. Шван-Гурийский, с. 98—115).

Из всех разделов первый воспринимается как наиболее цельный и соответствующий задачам сборника, что во многом связано с открывающей его интересной статьей Хачатурова и Гулидовой. Авторы привели много данных, характеризующих состояние естественных кормовых ресурсов в разных районах земного шара и нашей страны, высказали ряд полезных мыслей о наиболее перспективных направлениях рационального использования ресурсов. В особенности современным является заключение о нецелесообразности вложений больших средств для повышения продуктивности некоторых типов естественных пастбищ или сенокосов. Исходно-малопродуктивные угодья часто выгоднее использовать в существующем состоянии, причем не для содержания домашних животных с ограниченными радиусами пастьбы и высокой избирательностью при поедании растений на пастбище, а для диких копытных с «дистанционным» управлением таким хозяйством. В целом же заключающая статью фраза «Все острее становится необходимость поиска новых путей сельскохозяйственного производства, основанного на экологических принципах и на глубоком проникновении в ход обмена веществ и энергии в природе» (с. 20) может быть поставлена и в качестве эпиграфа к этому сборнику и к последующим публикациям, которые будут изданы под грифом Комиссии.

Поднятые Хачатуровым и Гулидовой вопросы далее конкретизируются в других статьях первого раздела. Так, Полищук и Шишкин обсуждают пути интенсификации лугопастбищного[1] хозяйства страны и показывают роль и экономическую эффективность различных арготехнических, культуртехнических и гидротехнических приемов улучшения; Ракит-

---

[1] К сожалению, многие авторы сборника допускают терминологическую ошибку, противопоставляя пастбища лугам. Пастбища можно противопоставить только сенокосам, а луга как тип растительности — степям или болотам. В связи с этим как досадное недоразумение воспринимается и название журнала «Луга и пастбища», который издавало Министерство сельского хозяйства СССР, или одноименная рубрика в отделе «Растениеводство» Реферативного журнала.

ников — индустриализацию производства кормов и животноводства как отражение экологической дифференциации сельского хозяйства, Половенко — большую рентабельность пастбищного корма по сравнению с растениеводческими кормами.

Большой интерес представляет статья одного из самых авторитетных советских луговодов Р. И. Тоомре «Культурные луга — основа интенсивного животноводства», где автор обобщает результаты собственных исследований лугового травосеяния, работы своих коллег за рубежом и в СССР и передовой опыт хозяйств страны, в первую очередь Эстонии. С первых строк статьи Тоомре подчеркивает экологическую благоприятность условий Нечерноземья для развития травосеяния: луговые травы легче мирятся с условиями обедненных питательными веществами почв, чем прочие сельскохозяйственные культуры, и, кроме того, само по себе травосеяние (при выращивании бобовых и злаково-бобовых травосмесей) обогащает, а не истощает почвы. Обсуждая возможные последствия ставшего ныне модным применения высоких доз азотных удобрений (400 кг действующего начала на га), автор склоняется к мысли, что накопление ядовитых небелковых азотистых соединений не является столь опасным, как это принято считать. Но с повышением дозы невыгодным становится аминокислотный состав белков: уменьшается содержание незаменимых аминокислот и повышается участие аспарагина, глютамина и кислых аминокислот. Тоомре выступает с горячей защитой использования трав на корню, когда весь накопленный протеин поступает в животный организм, а также интенсивных способов заготовки сенных кормов с искусственным подсушиванием, что в значительной степени снижает потери азота и витаминов.

Раздел завершается статьей Ваничкиной о водных ресурсах Нечерноземья и перспективах их использования для орошения лугов. Ценным является указание на необходимость строго соразмерять затраты воды на полив с ресурсами подземных вод, не допуская использования более 1/4 их запаса.

Второй раздел представлен в сборнике довольно бедно, хотя без решения вопросов типологии угодий и территории по составу угодий никакие экономические рекомендации не правомочны. Статья Павловой и Кузьменко называется «К вопросу о классификации кормовых угодий». От авторов этой статьи читатель вправе ждать содержательного анализа новой советской и зарубежной литературы по данному вопросу, например интересных работ о типологии лугов в ФРГ, которые были прорецензированы Т. А. Работновым (1967), монографии В. Д. Александровой (1969) или публикаций и резолюции III Всесоюзного совещания по классификации растительности, которое проходило в Ленинграде в 1971 г. и где обсуждаемые авторами статьи вопросы были предметом острой и плодотворной дискуссии. Однако Павлова и Кузьменко пошли по иному пути — выборочного цитирования только отечественных работ, и, более того, лишь тех из них, которые подтверждают их более чем спорную точку зрения. При этом, как ни парадоксально, авторы отклонились от решения стоящей перед ними задачи. Они рассматривают вопросы классификации вообще, а не только ту часть проблемы, которая ведет к выделению эколого-экономических категорий угодий. После обзора основных классификационных концепций (фитоценотической, фитотопологической) авторы декларируют необходимость комплексного фитоценолого-фитотопологического подхода, иллюстрируя его классификацией И. А. Цаценкина (1974),[2] где высшие единицы фитотопологические (ими отражаются широтные зоны и топографические классы местоположений, определяющих режимы среды), а низшие — полностью повторяют ставшие ныне объектом острой критики бесчисленные доминантные ассоциации, которые предлагал выделять А. П. Шенников в 30-х годах. Авторы тем не менее претендуют

---

[2] Цитированные авторами издания в библиографический список к рецензии не включены.

на «творческий подход» и считают своим долгом «усовершенствовать» классификацию Цаценкина, хотя это усовершенствование касается лишь высших единиц. Это изменение не оправдано, так как предлагается замена более удобного для практиков хорологического принципа менее удобным типологическим. Высшие единицы (классы) классификации Цаценкина являются относительно сильным экологическим звеном, позволявшим все эти годы в какой-то мере интегрировать материалы, накапливаемые геоботаниками системы ГИПРОЗЕМа.

Недостатки обсуждаемой классификации Цаценкина относятся не к высшим, а к низшим единицам. Классификация луговых и близких к ним степных и болотных сменно-доминантных и полидоминантных угодий по сходству доминантов (двух или нескольких) с выделением бесчисленных горошково-костровых или разнотравно-разнобобово-разнозлаковых типов абсолютно бесполезна для практики и не соответствует специфике объекта классификации.

В мировой литературе накоплен большой опыт построения эколого-флористических классификаций (см. цитированную рецензию на 13 том «Руководства»). Такие системы оказываются компактными, экологичными и потому вскрывающими не только (и порой не столько) актуальные, сколько потенциальные возможности каждого участка. Именно небольшое число четко очерченных на основе индикаторных видов типов позволяет затем осуществлять эколого-экономическую оценку угодий. Отличие чисто теоретической классификации и чисто теоретического геоботанического районирования от хозяйственной типологии и хозяйственно-геоботанического районирования заключается прежде всего в том, что в первом случае дробность разбивки на разных ступенях синтаксономической или ботанико-географической иерархии определяется естественными закономерностями природы, а во втором — в основном возможностями дифференцированного использования и улучшения как отдельных участков, так и целых территорий. Если в среднем хозяйственная типология геоботаников ГИПРОЗЕМа для республики, размеры которой подобны Татарии или Башкирии, сегодня включает 200—300 типов, то использование эколого-флористической основы, как показывает опыт автора рецензии, сокращает число первичных инвентаризационных единиц по крайней мере в 10 раз. Поднятые нами в рецензии вопросы достаточно серьезны: до сих пор геоботаническое картирование в производственных экспедициях системы ГИПРОЗЕМа по своим подходам мало чем отличается от аналогичных работ сотрудников Академии наук, а задачи этих организаций во многом разные.

Сравнительно немного полезной информации для решения эколого-экономических вопросов можно получить из статьи Номоконова о ресурсах пойменных лугов Сибири. Автор основывает свои выводы о продуктивности и ботаническом составе лугов на устаревшей классификационной системе А. П. Шенникова, хотя известно (Работнов, 1974), что в результате флуктуационной изменчивости крупноразнотравные луга в отдельные годы переходят в крупнозлаковые, а мелкобобовые луга — не больше чем временное состояние сообществ, где в другие годы доминантами будут злаки и разнотравье. Если Павлова и Кузьменко еще в какой-то мере пытаются говорить о хозяйственной типологии, то Номоконов вообще не видит разницы между фитоценотической классификацией и ее хозяйственной интерпретацией для нужд эколого-экономического исследования. В этом плане статья Устинова о кормовых ресурсах Магаданской обл. производит несравненно лучшее впечатление. Автор оперирует крупными эколого-типологическими категориями («тундры пологих склонов»), что, конечно, ближе к задачам эколого-экономической оценки, чем классы формаций, формации или ассоциации сторонников ортодоксальной системы доминантной классификации.

Третий раздел объединяет статьи, которые в чисто теоретическом плане представляют несомненный интерес. Городецкий с соавторами дает энергетическую и экохимическую характеристику автотрофных компо-

нентов степных экосистем (на примере сообществ заповедника «Хомутовская степь»). Горшкова описывает пастбищную дигрессию нескольких вариантов травостоев Забайкальских степей. Ваничкина с соавторами приводит некоторые результаты испытания культуры водного риса. Однако эти работы в том варианте, как они опубликованы, связаны с проблематикой сборника чисто формально, им не хватает географичности и экологической обобщенности.

В сборнике нет ни одной статьи, в которой бы не ставились вопросы охраны природы, однако эти вопросы специально обсуждены в трех статьях. Шилов указывает на возможности организации природоохранительных мероприятий при производственном геоботаническом обследовании и показывает некоторый опыт работ такого рода во Владимирской обл. Кузьменко и Тюрюканов пишут о специфике пойменных земель, подчеркивая цельность и легкую ранимость пойменных ландшафтов. Хорошо обоснованы принципиальные различия использования пойменных почв для травосеяния и для производства однолетних культур (в первом случае больше доля подземной, во втором — надземной массы). Павловский обобщил некоторые данные о почвозащитных и противоэрозионных свойствах дерна естественных кормовых угодий и сеяных трав. Поднятые вопросы чрезвычайно важны, так как сохранение и воспроизводство ресурсов не может не быть одним из главнейших критериев выбора оптимальной эколого-экономической системы использования земель.

Положительной оценки заслуживает обзорная статья Шван-Гурийского об особенностях эксплуатации сенокосов и пастбищ за рубежом. В нашей стране существует большое количество информационной литературы о состоянии теории и практики зарубежной науки, и потому было бы нелепо игнорировать полезный зарубежный опыт. Автор четко характеризует наиболее распространенные подходы к типологии пастбищ (как раз суть этих подходов — выделение небольшого числа крупных и экологически отличных единиц, что отражается и в составе индикаторных видов, и в продуктивности, и в устойчивости к пастбищным нагрузкам), систему использования пастбищ (50% — используй, 50% —оставляй), принципы дифференцированного использования разных пастбищ разными видами скота, опыт безболезненного использования лесов для выпаса скота и основной принцип заготовки сена — «максимум питательных веществ, а не фитомассы».

Есть основание полагать, что вышедший сборник будет стимулировать объединение специалистов разных профилей вокруг проблем экономической экологии естественных кормовых угодий.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. Обзор принципов и методов. — Миркин Б. М., З. М. Назирова. (1978). *Рец.* Руководство по науке о растительности. Том 13. Применение науки о растительности к пастбищному хозяйству. Бот. ж., 63, 12. — Работнов Т. А. (1967). *Рец.* Х. Элленберг. Растительность Средней Европы и Альп. Э. Клапп. Луговая растительность и местообитание на примере Западной, Средней и Южной Германии. Бот. ж., 52, 1. — Работнов Т. А. (1974). Луговедение.

Б. М. Миркин.

Башкирский филиал АН СССР, Уфа.

Получено 9 X 1978

УДК 019.941 (03) : 58

Desmond R. Dictionary of British and Irish botanists and horticulturists including plant collectors and botanical artists. (With historical introduction by W. T. Stearn). London: Taylor a. Francis, 1977. XXVI, 747. p.
(Десмонд Р. Словарь английских и ирландских ботаников и садоводов, включая коллекторов растений и художников, 1977)

D. V. LEBEDEV. (A REVIEW)

В системах справочно-библиографических изданий, призванных обслуживать научные исследования, важную роль играют биографические и биобиблиографические словари ученых. Наличие их значительно облегчает самые различные разыскания — поиски конкретных публикаций, подбор литературы по определенной теме, наведение справок биографического характра и т. п. Такие словари являются важнейшим источником для историков науки.

В последнее время вопрос о мировом своде биографических материалов, в которых заинтересованы систематики растений и флористы, поставил канадский ботаник Буавен (Boivin, 1977). В своей статье он предложил и обосновал схему биобиблиографического указателя ботаников и дал описания 220 имеющихся источников (общие и региональные собрания биографий, списки коллекторов отдельных флор и списки коллекторов гербариев). По его расчетам, в этих источниках содержится около 250 000 ссылок на первичные биографические материалы (биографии, некрологи, персональные библиографические указатели, маршруты и описания путешествий и т. д.), относящиеся примерно к 100 000 человек. Всего же, по мнению Буавена, общее число лиц, подлежащих включению в свод, равно 300 000, а может быть, оно достигает и 500 000! Сам Буавен, составляя список исследователей флоры Канады, первоначально предполагал, что число их равно 3000, но позже выяснилось, что их 5000, затем 8000, 10 000, а сейчас в его картотеке уже 12 000 карточек. И автор допускает возможность увеличения этого числа до 20 000. . .

Нет сомнения, что создание полного свода информации о всех ботаниках всех времен и народов и хранение его в памяти какой-нибудь ЭВМ было бы идеальным решением вопроса, но вряд ли оно осуществимо в обозримые сроки. Поэтому нам еще долгое время придется пользоваться теми трудами, которые стоят на полках библиотек. Даже если подойти строже, чем это делает Б. Буавен, и ограничиться только настоящими словарями, то окажется, что в мировой ботанической литературе имеется ряд интересных примеров работ подобного типа. В одних из них собраны сведения, касающиеся ботаников целой страны, в других — ботаников, работавших в одном городе или одном учреждении, наконец, есть справочники о специалистах какой-либо ботанической дисциплины независимо от их национальности и местожительства. Различаются они порой очень существенно и по способу подачи материала, и по его полноте и детальности.

Особое место среди биобиблиографических словарей занимает незаконченный, к сожалению, словарь русских ботаников С. Ю. Липшица (1947—1952). В нем не только помещены, хотя и сжатые, но исключительно информативные биографические справки, но и приведены полные списки работ ученых и списки источников; составитель, кроме того, дал оценку научной деятельности ботаников, их вклада в развитие науки, выделив самое существенное в их трудах. Такой тип словаря можно считать образцовым, но, как, всякий идеал, он трудно осуществим.

Другим интересным примером, относящимся к гораздо меньшей стране, а именно к Дании, служат три книги К. Христенсена (Christensen, 1913, 1924—1926, 1940), охватившие датскую ботаническую литературу по 1939 г. включительно и содержащие сведения о ботаниках, работавших в это время. Впоследствии А. Хансен (Hansen, 1963) довел учет ли-

тературы до 1959 г. включительно. В этой серии справочников биографические сведения сокращены до самого необходимого минимума, но списки работ очень полные и точные. Кроме того, помещены портреты многих ботаников. Имеется также биобиблиографический словарь Т. Крока (Krock, 1925), посвященный шведским ботаникам, в котором сведения биографического характера столь же кратки при полноте и точности данных о публикациях ученых. Поскольку и датские и шведские ученые внесли крупный вклад в развитие ботаники, упомянутые словари имеют большую ценность для ботанической библиографии и историографии в целом.

Но было бы несправедливо не упомянуть здесь, хотя и очень устаревший, словарь Н. Леона (Léon, 1895), посвященный мексиканским ботаникам. Здесь биографические данные сообщаются не о всех авторах, так как составитель не располагал во многих случаях необходимыми материалами. Труд этот заслуживает большого уважения как один из первых справочников такого типа.

В качестве примеров биобиблиографических словарей, в которых собраны сведения о ботаниках, работавших в одном городе, можно привести книгу Дж. Харшберджера (Harshberger, 1899), посвященную ботаникам Филадельфии, и труд Ж. Брике (Briquet, 1940) о ботаниках Женевы.

Имеется справочник о лихенологах всего мира, составленный В. Грумманном (Grummann, 1974), изданный после смерти автора О. Клементом. Он включает сведения о 3865 ученых из 40 стран, но не содержит полных списков публикаций. Указывается их общее число, приводятся хронологические границы и описываются важнейшие публикации. Сообщаются данные о коллекциях, эксиккатах, биографических источниках. Интересной особенностью является наличие статистических таблиц. При несомненной справочной ценности книги нельзя не отметить большого количества ошибок в статьях, посвященных лихенологам нашей страны.

Специального рассмотрения заслуживают справочники Ф. Стафлё (Stafleu, 1967; Stafleu, Cowan, 1976), выход в свет которых является несомненно одним из наиболее значительных событий в мировой библиографии последних двух десятилетий.

Большой интерес представляет вышедший в 1977 г. словарь Р. Десмонда, бывшего библиотекаря и архивариуса Ботанических садов в Кью, посвященный ботаникам (в широком слысле слова) Великобритании и Ирландии.

Издание это имеет почти вековую историю. Еще в 1888 г. два английских ботаника Дж. Бриттен и Дж. Боулджер начали печатать в «The Journal of Botany British and Foreign» список ботаников Британских островов, закончив его публикацию в 1891 г. Всего в этом списке было 1619 имен. В 1893 г. ими был выпущен «Биографический указатель английских и ирландских ботаников» (Britten, Boulger, 1893), включивший уже 1825 человек. Трижды — в 1899, 1905 и 1908 гг. — в том же журнале печатались дополнения к этому указателю, выходившие также отдельными брошюрами. Второе издание словаря (Britten, Boulger, 1931) было осуществлено только через 38 лет после выхода первого А. Рендлем. Ужесточив отбор за счет элиминации садоводов составитель все же должен был существенно увеличить объем книги, доведя число имен до 2700.

В нынешнем, третьем, издании справочника содержится более чем 8000 имен. Такое значительное увеличение объема произошло не только в результате передвижки хронологической границы учета, но и потому, что Р. Десмонд в отличие от своего предшественника решил широко включать садоводов, считая, что провести четкую границу между последними и собственно ботаниками очень трудно. В историческом введении к книге, написанном известным историком ботаники и лексикографом У. Стирном, убедительно обосновывается такое решение. Стирн, приводит, в частности, ряд имен выдающихся ученых-ботаников, начинавших свою деятельность в роли садоводов (Дж. Хэтчинсон, У. Хенсли и др.), садоводов — авторов важнейших таксономических монографий (Г. Элуэс —

род *Lilium*, У. Дайкс — роды *Tulipa* и *Iris* и др.), садоводов — авторов справочных и сводных трудов по систематике растений (Ф. Миллер, Дж. Линдли и др.).

Биографические и библиографические справки об отдельных ученых предельно лаконичны, что позволило, во-первых, сделать их очень емкими, а во-вторых, поместить в книге сведения о столь многих лицах. Схема справки такова: 1) фамилия и имя (в случае необходимости указываются девичья фамилия, а также титулы), 2) даты и места рождения и смерти (в справочнике, как и в прошлых изданиях, представлены только умершие), 3) образование, ученые степени и звания, награды, должности в научных обществах, очень краткие сведения о прохождении службы, важнейшие публикации — только книги, редактирование сериальных и многотомных изданий; 4) биографические источники; 5) местонахождения ботанических коллекций, рукописей, рисунков, портретов; 6) роды, названные в честь данного лица, а при их отсутствии — один из видов.

Следует указать на один, с нашей точки зрения, серьезный просчет, допущенный при перечислении биографических источников. Отмечено наличие в них портретов, но не обращено внимание на наличие библиографических указателей, последнее имело бы еще большее значение!

Основной текст словаря, набранный в два столбца, в котором фамилии расположены в алфавитном порядке, занимает 684 страницы. Вслед за ним идет предметный указатель (с. 685—747), которого не было в предыдущих изданиях. В нем в общем алфавите расположены названия таксонов (иногда английские, иногда латинские), географические названия (для Великобритании — по графствам), названия ботанических дисциплин, названия садоводческих специальностей (их в английском языке довольно много). Внутри каждой рубрики фамилии лиц, отнесенных к ней (изучавших данный таксон или флору данного графства, специалистов данной дисциплины и т. д.), размещены в хронологическом порядке по годам рождения (в скобках указаны даты рождения и смерти). В результате указатель этот приобретает характер своеобразной исторической справки, используя которую можно восстановить развитие на Британских островах исследований в том или ином разделе ботаники или при изучении определенного объекта.

К вспомогательному аппарату книги относятся также список использованных библиографических и исторических источников (около 300 названий), перечень просмотренных сериальных изданий и список сокращений, широко применяемых в справочнике с целью уменьшения объема.

Упомянутое выше историческое введение У. Стирна насчитывает всего 6 страниц (IX—XIV). В нем дан очень сжатый очерк истории ботаники на Британских островах, начиная с XVI в. — от «отца английской ботаники» У. Тэрнера. Несмотря на «сверхконспективность» очерка, он весьма информативен и содержит ряд интересных соображений об особенностях развития ботанических исследований в этой стране (отсутствие строгого разграничения профессионалов и любителей, неограниченное преобладание во второй половине XIX в. флористико-систематического направления, что привело к необходимости учиться новому у немецких ученых, в частности у А. Де Бари, Ю. Сакса и др.). Но сам автор «Введения» проявил, к сожалению, ту же архаическую односторонность, почти ничего не сказав об анатомии, физиологии, экологии и биохимии растений.

Если же мы обратимся к предметному указателю, то увидим, что и Р. Десмонд также односторонен. В книге, как было сказано выше, помещены справки более чем о 8000 лиц, но к фитофизиологам отнесено всего 40 человек, к цитологам — 14, к экологам (сюда включаются геоботаники, по нашей терминологии) — 8, к анатомам — 7. Биохимиков растений нет вообще, а генетики причислены к 14 цитологам. . . Такие цифры вызывают естественное недоумение и заставляют серьезно усомниться в полноте Словаря.

Это обстоятельство следует иметь в виду, обращаясь к словарю Р. Десмонда. А к нему придется обращаться и советским ботаникам.

ЛИТЕРАТУРА

Липшиц С. Ю. (1947—1952). Русские ботаники. (Ботаники России—СССР). Биографо-библиографический словарь. Тт. 1—4. — Boivin B. (1977). A basic botanical biography and a proposal for a more elaborate bibliography. Taxon, 26, 1. — Briquet J. (1940). Biographies des botanistes a Genève de 1500 a 1931. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 50a. — Britten J., G. S. Boulger. (1893). A biographical index of British and Irish botanists. London. — Britten J., G. S. Boulger. (1931). A biographical index of deceased British and Irish botanists. 2nd ed. Rev. and complet. by A. B. Rendle. London. — Christensen C. (1913). Den danske botaniske litteratur. 1880—1911. København. — Christensen C. (1924—1926). Den danske botaniske historie med tilhørende bibliografi. 2. Bibliografi : kronologisk med korte biografier og systematisk. København. — Christensen C. (1940). Den danske botaniske litteratur. Bibliographia botanica danica. 1912.—1939. København. — Grummann V. (1974). Biographisch-bibliographisches Handbuch der Lichenologie. Nach dem Tode der Verfassers für die Herausgabe durchges. von O. Klement. Hildensheim. — Hansen A. (1963). Den danske botaniske litteratur. Bibliographia botanica danica. 1940—1959. Med tilkørende forfatter-biografier. København. (Dansk bot. arkiv., 81). — Harshberger J. W. (1899). The botanists of Philadelphia and their work. Philadelphia. — Krock T. O. B. N. (1925). Bibliotheca botanica suecana ab antiquissimis temporibus ad finem anni MCMXVIII. Uppsala. — Léon N. (1895). Biblioteca botánico-mexicano: Catalogo bibliografico, biografico y critico de autores y escritos referentes a vegetales de Mexico y sus applicationes, desde la conquisto a hasta el presente. México. — Stafleu F. (1976). Taxonomic literature: A selective guide to botanical publications with dates, commentaries and types. Utrecht. (Regnum vegetabile. 52). — Stafleu F., R. S. Cowan. (1976). Taxonomic literature: A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types. Vol. 1. A—G. Utrecht. (Regnum vegetabile. 94).

Д. В. Лебедев.

Ленинградское отделение
Института истории естествознания
и техники АН СССР.

Получено 9 II 1979.

УДК 019.941 : 002.01 : 582.28 (571.56)

И. А. Петренко. Макро- и микромицеты лесов Якутии. Отв. ред. Л. К. Поздняков. Новосибирск, СО изд. «Наука», 1978, 132 с., 45 ил., тираж 1000, ц. 1 р. 20 коп.

D. N. TETEREVNIKOVA-BABAYAN, N. S. NOVOTELNOVA. *I. A. PETRENKO.* MACRO- AND MICROMYCETES OF FORESTS OF YAKUTIA. 1978.

Территория Якутской АССР принадлежит к тем регионам нашего Союза, которые недостаточно изучены в микофлористическом отношении. Поэтому появление в 1978 г. книги И. А. Петренко «Макро- и микромицеты лесов Якутии» можно было бы только приветствовать. Однако при ознакомлении с содержанием книги выявляются досадные просчеты автора книги.

Во-первых, недостаточно продумано заглавие книги. Судя по нему — это микрофлористическое исследование, а по содержанию главная цель работы — это изучение биологического круговорота в лесах Якутии, но не состава микофлоры. Грибы исследовались автором лишь как отдельный компонент, играющий роль в минерализации органического вещества; помимо грибов, автором изучались другие компоненты — бактерии и актиномицеты, исследовалась почва. Все это не нашло отражения в заглавии книги.

В книге нет описаний видов. Приведен только систематический список макромицетов, и рассматриваются они в экологическом аспекте.

Что же касается микромицетов, то речь идет лишь о небольшой группе видов — самых обычных, повсюду распространенных сапротрофов, показателей распада растительных остатков. В то же время к микромицетам относятся не только сапрофитные, но и паразитные виды, которые в лесах живут не только на древесных, но и на травянистых растениях. Следовательно, заглавие книги обязывало привести и виды паразитных грибов — агентов первичного распада в процессах круговорота веществ в лесах.

Недоумение вызывает то, что И. А. Петренко в аннотации заявляет: «Книга представляет собой первый обзор грибов макро- и микромицетов в лесах центральной Якутии», а в предисловии: «Исследований, касающихся флористического состава грибов и их роли в биологическом круговороте в лесах Якутии, почти не проводилось». Это неверно.

Ниже приводятся работы по грибам того же района (центральная часть Якутского округа, Ленско-Алданское плато), осуществленнсе микологом К. А. Бенуа, членом Якутских комплексных экспедиций Академии наук СССР в 1925 и 1926 гг. Им опубликованы следующие материалы.

1. К. А. Бенуа. Предварительный обзор микологических и фитопатологических исследований в Якутии летом 1925 г. Материалы комиссии по изучению Якутской АССР, 1927, вып. 8, Л.

2. К. А. Бенуа. Предварительный отчет по фитопатологическому и микологическому обследованию Якутского округа в 1926 г. Материалы по изучению Якутской АССР, 1927, вып. 10, Л.

3. К. А. Бенуа, Е. И. Бенуа. Паразитные грибы Якутии. Новосибирск. СО изд. «Наука», 1973.

Эта монография представляет собой первый обзор грибов Якутской АССР (см. аннотацию в книге). В ней описаны 172 вида грибов на 257 видах древесных, кустарниковых и травянистых растениях.

4. Е. И. Бенуа, К. А. Бенуа. Дереворазрушающие и паразитные базидиальные грибы Якутской АССР. В кн.: Новости систематики низших растений, 1972, т. 9. Здесь описано 27 видов грибов.

5. К. А. Бенуа, Е. И. Бенуа. К флоре гастеромицетов Якутской АССР. В кн.: Новости систематики низших растений, 1975, т. 12.

Описано 12 видов грибов.

Виды грибов, собранные К. А. Бенуа в Якутии, вошли в гербарии БИН АН СССР, ВИЗР, Центрального Сибирского ботанического сада.

Списки якутских видов, собранных К. А. Бенуа, относящихся к различным систематическим группам, вошли в книги и определители следующих авторов (преимущественно с сохранением авторства новых видов).

1. В. Г. Траншель. Обзор ржавчинных грибов СССР. М.—Л. Изд. АН СССР, 1939.

2. А. А. и П. А. Ячевские. Определитель грибов. т. I. Фикомицеты. М., Сельхозгиз, 1931.

3. Н. Н. Лавров. Новые и более редкие грибы сем. *Ustilaginaceae* северной и центральной Азии. 1936.

4. Л. С. Гутнер. Головневые грибы. М., Сельхозгиз, 1941.

5. Л. А. Лебедева. Определитель шляпочных грибов. М.—Л. Сельхозгиз, 1949.

Ссылки на работы К. А. Бенуа и Е. И. Бенуа, а также на вышеупомянутые источники в книге И. А. Петренко отсутствуют. Мы не нашли их ни в тексте, ни в списке литературы. Нет и ссылки на работу с гербарным материалом.

В книге имеется и ряд других недостатков — стилистических (например, на стр. 6 фраза: «Многие закономерности формирования и жизнедеятельности растительного покрова могут быть распространены, разумеется с внесением определенных поправок, на другие районы области вечной мерзлоты и континентального климата»), таксономических (недоопределение видов), терминологических (некритически употребляются понятия: «микромицеты», «эпифитная микофлора», «биологический круговорот в лесах» и др.). Отмечаем также малочисленность видов вы-

явленных сапрофитных микромицетов, представленных только тривиальными формами.

Выдавая свою книгу за «первый обзор грибов макро- и микромицетов лесов центральной Якутии», И. А. Петренко нарушила законы научной этики. История нашей отечественной науки требует к себе постоянного внимания и уважения со стороны ученых. Можно только пожалеть о том, что И. А. Петренко непродуманно дала название своей книге и отнеслась пренебрежительно к истории вопроса.

Д. Н. Тетеревникова-Бабаян, Н. С. Новотельнова.

Ереванский государственный университет,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 I 1979.

УДК 019.941 : 002.01 : 017.1/.2 : 58

F. Flück-Wirth. Krypto. Cesamt-Katalog Nr. 4. Botanik (Biologie). 1977. General Catalogue No 4. Botany (Biology). 1977. F. Flück-Wirth, Internationale Buchhandlung für Botanik und Naturwissenschaften. International Book-Sellers for Botany and Natural Sciences. Teufen 1977, 719 p. (**Ф. Флюк-Вирт.** Крипто. Общий каталог № 4. Ботаника (Биология). 1977).

I. I. ABRAMOV, M. E. KIRPICZNIKOV. *F. FLÜCK-WIRTH*, KRYPTO. GENERAL CATALOGUE № 4. BOTANY (BIOLOGY). 1977

Для ботаника очень важны библиографические пособия, в которых он мог бы найти полноценную справку о ботанической литературе — книгах, периодических и серийных изданиях независимо от места и времени их издания. Такого пособия пока нет, и вряд ли оно скоро будет. Классическая сводка Г. Притцеля (Pritzel, 1872) была закончена в 1871 г. Она оправдывала свое название «сокровищницы ботанической литературы» (Thesaurus literaturae botanicae), пытаясь охватить сочинения по всем разделам ботаники «всех народов» (omnium gentium) и публикации от начала книгопечатания до 1870 г. Однако пособие Притцеля касалось почти исключительно книг; сравнительно небольшое число библиографических справок об оттисках можно не принимать в расчет. Сведения о серийных и особенно периодических изданиях не отличаются полнотой (они занимают всего несколько страниц). Короткие комментарии к отдельным изданиям, имеющиеся у Притцеля, даны на латинском языке, что теперь затрудняет уже многих, пользующихся его превосходным трудом.

Очень краткие описания книг, периодических и серийных изданий по ботанике, вышедших по 1880 г., даны в важной сводке Б. Д. Джексона (Jackson, 1881); она заметно дополняет книгу Притцеля.

С тех пор и по настоящее время, т. е. в течение столетия, полноценные международные ретроспективные указатели по ботанике в целом (т. е. по всем ее разделам) не издавались. Библиографический поиск, часто очень трудоемкий, приходится вести, пользуясь каталогами библиотек и книготорговых фирм. Об этом весьма квалифицированно рассказано в недавно вышедшей книге, написанной В. Л. и В. Г. Левиными и Д. В. Лебедевым (1978).

В изданных до сих пор пособиях по библиографии достаточно места уделяется характеристике сводок Притцеля и Джексона, а также каталогам библиотек. О каталогах книготорговых фирм обычно упоминается очень глухо, и, как правило, дело ограничивается ссылкой лишь на издание В. Юнка (Junk, 1909, 1916).

Прежде чем оценить рецензируемый каталог Ф. Флюк-Вирта, нельзя не сказать хотя бы несколько слов вообще о современных каталогах книго-

торговых фирм. Они, естественно, очень различны по содержанию, оформлению в целом, по сумме содержащейся в них информации. Если в первую очередь иметь в виду библиографическую сторону дела, то наибольший интерес представляют каталоги антикварных фирм, снабженные более или менее подробными примечаниями. Эти примечания могут содержать сведения чисто библиофильского характера, как-то редкость (например, «было напечатано всего в количестве 150 экз.»), оценку сочинения как произведения книжного искусства (особенности бумаги, иллюстраций, переплета) и т. п. Однако справки, если они не касаются антикварных сочинений, обычно содержат лишь краткую характеристику произведения, помогая понять его особенности. В целом каталоги современных книжных фирм интересны прежде всего как более или менее обширные списки литературы, пригодные не только для восполнения лакун, но также и для использования в какой-то мере в качестве источников сведений об изданиях, отсутствующих в сводках Притцеля, Джексона и Юнка. Каталоги фирм, публикуемые достаточно оперативно (раз в год или чаще), дают хорошее представление о текущей ботанической литературе. Очень информативны, в частности, каталоги западногерманских фирм Крамера (J. Cramer) и Кёльтца (Otto Koeltz Antiquariat), голландской — Юнка (Antiquariat Junk, Dr. Schierenberg & Sons B. V.), английской — Уелдон и Уесли (Weldon, Wesley) и некоторых других. Приводимые в них краткие справки-характеристики обычно составлены очень квалифицированно.

Рецензируемый каталог Флюк-Вирта, изданный в Швейцарии (Тёйфен), отличается фундаментальностью и претендует занять место наряду с каталогом Юнка. Титул, предисловие и вообще все тексты, непосредственно не связанные с перечислением литературы, даны на двух языках — немецком и английском.

В книге приводится описание 5600 титулов изданий, большинство из которых снабжено кратким содержанием или каким-либо комментарием (или тем и другим). Чаще всего содержание или комментарий даны на языке оригинала: на немецком — для немецкоязычных изданий, на английском — для англоязычных и т. п., но иногда только на немецком или на языке, на котором в печати уже приводились оценка или содержание издания.

Каталог охватывает главным образом издания 60—70-х годов нынешнего столетия. Старые классические издания, например сочинения К. Линнея или издания типа «Флора СССР», приводятся, как правило, лишь в факсимильной перепечатке последних десятилетий.

Все помещенные в каталоге титулы — книги, периодика, серийные издания — даны в едином алфавите. Сведения о каждом издании, если это книга, следующие: автор (или заглавие), год издания, размер (в сантиметрах), вес (в граммах), язык, число страниц, сведения об иллюстрациях, цена; с красной строки — дополнительные сведения (содержание или отзыв и др.).

Каталог Флюк-Вирта снабжен справочным аппаратом, сильно облегчающим получение необходимой справки. Этот справочный аппарат представлен двумя большими указателями — предметным и именным. Первый занимает 77 страниц и состоит из 160 ключевых слов (рубрик), внутри которых разнесены около 12 000 сокращенных записей отсылок, полностью перекрывающих содержание приведенных в каталоге 5600 титулов. Вот, для примера, ключевые слова-рубрики для семенных растений:

Spermatophyten — Europa
» — Mittelmeer
» — Africa и т. д.
Spermatophyten — Lehrbücher und Allgemeine Arbeiten
» — Bibliographien
» — Monographien
» — Wörterbücher, Lexiken, Glossarien
» — Zeitschriften.

Несмотря на такую дробность, найти нужный источник по указателю

не всегда легко. Это можно видеть на примере следующего отрывка, взятого из рубрики «Spermatophyten — Lehrbücher und Allgemeine Arbeiten».

Thonner, Flowering plants of Africa
Thronley, Math. Models in Plant Physiology
Thorold, Diseases of Cocoa
Tidestrom, Flora Utah/Canada (USA)
Tidwell, Fossil Plants North America
Tieghem, Structure du Pistil
Tischler, Angewandte Pflanzenkaryologie
Tischler, Einführung Ökologie etc.

Из приведенного отрывка видно, что рубрика «Учебники и общие работы» слишком неопределенна: она объединяет очень разнородные работы по флористике, физиологии, фитопатологии, палеоботанике и другим крупным разделам ботаники. Непонятно в то же время отсутствие рубрик типа «Морфология» при наличии таких узких подразделений, как «Farben-Codes», «Gewächshäuser» и им подобных.

Именной указатель занимает 57 страниц. В нем около 15 000 фамилий. Такое большое число объясняется тем, что составитель каталога выписал всех авторов, соавторов, редакторов и издателей из всех сочинений (в частности сборников), в создании которых принимали участие коллективы ученых.

Каталог Флюк-Вирта, естественно, обладает недостатками любой книготорговой фирмы, а именно он включает только те издания, которыми фирма в данный момент располагает. Поэтому в разделе Spermatophyten — Zeitschriften упоминается всего 5 (пять!) журналов: «Bauhinia», «Documents phytosociologiques», «Hooker's London Journal of Botany», «Journal of Palynology (India)» и «Linzer Biologische Beiträge», а в общем разделе Zeitschriften приводится всего лишь 33 названия журналов для всех областей ботаники. Очень слабо представлены издания, опубликованные в СССР.

Каталог Флюк-Вирта превосходно издан: хороши печать, бумага, переплет. Каждая библиографическая запись отделена от последующей заметным пробелом, что облегчает чтение. Одним словом, автор явно старался, чтобы книга его отвечала самым взыскательным требованиям и с чисто полиграфической точки зрения.

С 1978 г. Флюк-Вирт начал публикацию дополнений к рецензируемому каталогу: Supplementsliste No 1—3 zu Krypto Gesamt-Katalog Nr. 4 (1977); Botanik (Biologie), Oktober, 1978. В нем всего 119 страниц; по формату и оформлению это дополнение точно соответствует основному каталогу и содержит сведения еще о 800 названиях различных изданий.

Переходя к общему заключению, отметим, что каталог Флюк-Вирта дает хорошее представление о литературе по ботанике (а частично и по смежным с нею областям), изданной за рубежом за период с 1961 по 1977 г. Данных о литературе за другие годы сравнительно немного. Книга составлена очень тщательно; ошибки или неточности — редкое исключение. Полезные сведения можно получить о многотомных серийных изданиях со сложной системой индексации (нумерации) отдельных выпусков. Это, например, касается «Rabenhorsts Kryptogamen—Flora», «Hegi Illustrierte Flora Mitteleuropa» и многих других региональных флор. При редактировании журнальных статей и отдельных книг часто бывает важным проверить содержание отдельных выпусков флор и определителей, приложений к ежегодникам. Такие первичные справки легко можно получить из каталога Флюк-Вирта.

Совокупность сведений о каждом издании, приведенном в каталоге Флюк-Вирта, делают его в целом важным библиографическим источником, и как таковой его весьма полезно иметь в специализированных библиотеках (ботанических, общебиологических, сельскохозяйственных) и в крупных универсальных библиотеках, имеющих справочно-библиографические подразделения.

ЛИТЕРАТУРА

Левин В. Л., В. Г. Левина, Д. В. Лебедев. (1978). Путеводитель для биологов по библиографическим изданиям. Справочное пособие. — Jackson B. D. (1881). Guide to the literature of Botany. London. — Junk W. (1909). Bibliographia botanica. Berlin. — Junk W. (1916). Bibliographiae botanicae supplementum. Berlin. — Pritzel G. A. (1872). Thesaurus literaturae botanicae omnium gentium. Ed. novam reformatam. Lipsiae.

И. И. Абрамов, М. Э. Кирпичников.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 X 1977.

УДК 0.19.941 : 002.01 : 01 : 581.9 : 525

А. Л. Тахтаджян. Флористические области Земли. «Наука», Л., 1978, 248 с. Тираж 4000. Ц. 2 р. 30 коп.

P. L. GORCHAKOVSKY. *A. L. TAKTHADYAN.* FLORISTICAL REGIONS OF THE EARTH. 1978

Закономерности распределения растений по суше Земли привлекали внимание ботаников еще с древнейших времен. Исследования в этом направлении стали проводиться особенно интенсивно с начала прошлого века, чему способствовали работы А. Гумбольдта (Humboldt, 1806, 1807) и других ученых.

В течение последних полутора столетий, начиная с работы датского ботаника Скоу (Schouw, 1828), было немало попыток расчленения суши Земли на более или менее однородные части по флористическим признакам. Широко известны варианты фитогеографического деления суши, предложенные Энглером (Engler, 1882), Дильсом (Diels, 1908), Рикли (Rikli, 1934), Гудом (Good, 1947), Вальтером и Штарком (Walter, Starka, 1970). Однако в работах этих авторов такое расчленение намечено лишь в самых общих чертах, а характеристика выделяемых единиц изложена с недостаточной полнотой.

Недавно опубликованная книга А. Л. Тахтаджяна — признанного авторитета в области филогении и географии растений — выгодно отличается от предшествующих ей работ других авторов четкой формулировкой принципов, солидной фактической базой, детальной характеристикой выделяемых единиц. Концепция книги хорошо продумана и успешно осуществлена. Этому способствовали эрудиция автора, знание флор различных районов земного шара, включая тропические, большой опыт работы в Гербариях, превосходная ориентировка в мировой литературе, относящейся к затронутой теме. Рецензируемый труд подготавливался в тесном сотрудничестве с ботаниками из многих стран всех частей света; только список лиц, оказавших существенную помощь предоставлением материалов или советами, насчитывает 48 имен.

Лаконично, яркими штрихами автор обрисовывает глобальную стратегию охраны генетического материала экосферы Земли и слагающих ее отдельных экосистем. Он подчеркивает, что происходящие в наши дни обеднение таксономического состава и структурное упрощение многих экосистем лишают их оптимальной степени функционирования и стабильности. Исчезновение с лица Земли многочисленных популяций, видов, родов, а возможно, и таксонов более высокого ранга влечет за собой необратимую эрозию зародышевой плазмы, утрату потенциально очень ценного для человечества генетического материала. Отсюда следует одна из важнейших биологических проблем современности — разработка научных основ охраны генетического фонда растительного мира Земли. Для того чтобы знать, где, что и как охранять, необходимо иметь ясное

представление о географии генетического материала, о закономерностях распределения растений на Земле. В связи с этим большое значение вновь преобретает география, или хорология, растений. Учение о фитохорионах (территориальных флористических единицах), принципах и методах их изучения А. Л. Тахтаджян называет фитохориономией, рассматривая ее как раздел флористической географии, входящей в свою очередь в качестве составной части в биогеографию.

Идеи и основные положения излагаемой в книге системы флористического деления Земли формулировались и развивались автором одновременно с разработкой им проблем филогении растений. Первый набросок этой системы был опубликован в приложении к английскому изданию его книги «Flowering Plants, Origin and Dispersal» (Edinbourgh, Oliver and Boyd, 1969); второй, более детальный вариант вошел в качестве самостоятельной главы в русское издание той же книги «Происхождение и расселение цветковых растений» (Л., «Наука», 1970), а третий опубликован в коллективном труде «Жизнь растений», том I (М., «Просвещение», 1974). В рецензируемой книге после многократных изменений, дополнений и усовершенствований эта система излагается наиболее полно.

Разработанная А. Л. Тахтаджяном система расчленения суши земного шара (на основе закономерностей распространения сосудистых растений) на ряд соподчиненных фитохорологических единиц стройна и легко обозрима. Автор пользуется следующей иерархией хорионов: царство, область, провинция и округ. Кроме того, используются вспомогательные хорионы: подцарство, подпровинция. Царство — хорион высшего порядка, характеризующийся эндемичными семействами, подсемействами, трибами и высоким родовым и видовым эндемизмом. Следующая ступень иерархической системы — область; эта единица устанавливается на основании наличия высокого родового и видового эндемизма, а иногда также таксонов более высокого ранга (до семейств и порядков включительно), причем учитывается также набор семейств, занимающих в них преобладающее положение. Области делятся на провинции, для которых родовой эндемизм менее характерен: эндемичные роды, если они есть, — монотипные или олиготипные; видовой эндемизм для них характерен, но менее высок. Низшая ступень системы — округ, для которого свойственны преимущественно подвидовой эндемизм, а видовой выражен слабо или отсутствует. В рассматриваемой книге фитохорологическое деление суши доведено до провинций.

По мнению автора книги, флористическое районирование не должно сливаться с геоботаническим, оно в принципе отличается от последнего, хотя при его разработке геоботанические критерии могут приниматься во внимание.

Структура книги такова: «Предисловие», «Введение», шесть крупных разделов (глав) — по числу фитохорионов высшего порядка — царств. К книге прилагается карта флористических царств и областей Земли в масштабе 1 : 60 000 000. Обширная библиография (782 названия) может служить хорошим путеводителем по основной мировой фитогеографической и флористической литературе, облегчая начинающим ботаникам ознакомление с флористическими особенностями различных частей земного шара.

Следуя Дильсу (Diels, 1908, 1918) и другим авторам, А. Л. Тахтаджян выделяет 6 флористических царств: Голарктическое, Палеотропическое, Неотропическое, Капское, Австралийское и Голантарктическое. В пределах этих царств выделено 34 области, а в последних соответственно — 147 провинций. Так, например, Голарктическое царство подразделено на 9 областей: Циркумбореальную, Восточноазиатскую, Атлантическо-Североамериканскую, область Скалистых гор, Макаронезийскую, Средиземноморскую, Сахаро-Аравийскую, Ирано-Туранскую и Мадреанскую, или Сонорскую (первые четыре из них составляют Бореальное подцарство, четыре последующих — Древнесредиземноморское подцарство, а последняя — Мадреанское подцарство). Циркумбореальная область де-

лится на 15 провинций: Арктическую, Атлантическо-Европейскую, Центральноевропейскую, Иллирийскую (Балканскую), Эвксинскую, Кавказскую, Восточноевропейскую, Североевропейскую, Западносибирскую, Алтае-Саянскую, Среднесибирскую, Забайкальскую, Северо-восточносибирскую, Охотско-Камчатскую и Канадскую (субарктической Америки).

Характеристика царств, областей и провинций занимает преобладающую часть текста. Для каждого царства дается перечень эндемичных семейств сосудистых растений, а для областей — эндемичных родов (важнейших — для тропической зоны, почти всех — для умеренной).

Для дальнейшей более углубленной разработки и совершенствования системы флористического деления Земли, как подчеркивает автор, необходимы монографическое изучение систематики и географии отдельных таксонов и картирование ареалов возможно большего числа видов.

Некоторые сформулированные в книге положения носят дискуссионный характер. В частности, автор рассматривает округ как низшую единицу флористического деления суши Земли (с. 21). Однако возможно и более дробное флористическое расчленение территорий с выделением районов, различающихся друг от друга количественными соотношениями (спектрами) географических элементов флоры.

Нетрудно предвидеть, что рецензируемая книга (тираж ее всего лишь 4 тыс. экз.) скоро станет библиографической редкостью, поэтому неизбежно возникнет вопрос о ее переиздании. Следующее издание было бы желательно дополнить изображениями (рисунки, фотоснимки) некоторых эндемичных растений, наиболее характерных для тех или иных флористических областей. Следовало бы также поместить в конце работы алфавитный указатель таксонов (семейств, родов), упомянутых в тексте.

Нет сомнения в том, что книга А. Л. Тахтаджяна, содержащая богатую, хорошо систематизированную информацию о закономерностях распределения сосудистых растений и особенностях флор отдельных частей Земли, станет настольной для многих ботаников, особенно для тех, кто занимается флористикой и фитогеографией. Она будет полезна для биогеографов, интродукторов растений, преподавателей и студентов высших учебных заведений. Надо надеяться, что выход в свет этого труда послужит стимулом для возрождения интереса к увлекательной области ботаники — фитогеографии, пробудит новые мысли, даст новый импульс работам по картированию ареалов растений и фитогеографическому делению территорий на уровне округов и районов.

П. Л. Горчаковский.

Институт экологии растений
и животных УНЦ АН СССР,
Свердловск.

Получено 25 XII 1978.

Vol. LXIV № 9

September, 1979

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

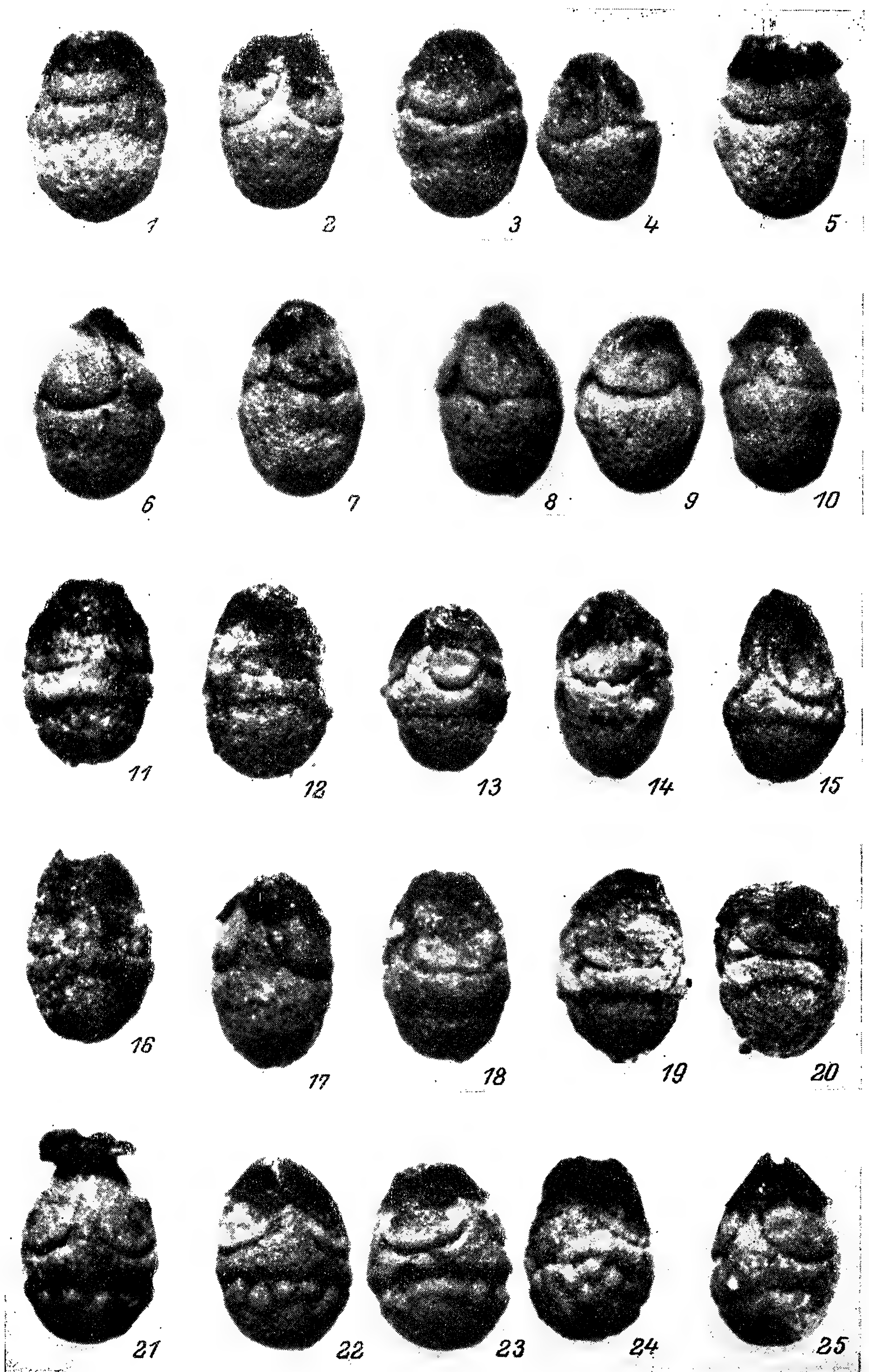


Рис. 5. Мегаспоры *Azolla*, ×80.

1—10 — *A. tuganensis* Dorof., *1—4* — Томская обл., Туган, скв. 1129, гл. 40, олигоцен; *5—10* — Томская обл., Белый Яр, олигоцен. *11—20* — *A. rossica* Dorof., Тамбовская обл. Вольная Вершина, скв. 33, гл. 61—63, миоцен. *21—25* — *A. tambovica* Dorof., Тамбовская обл., Вольная Вершина, скв. 13, гл. 70—73, миоцен.

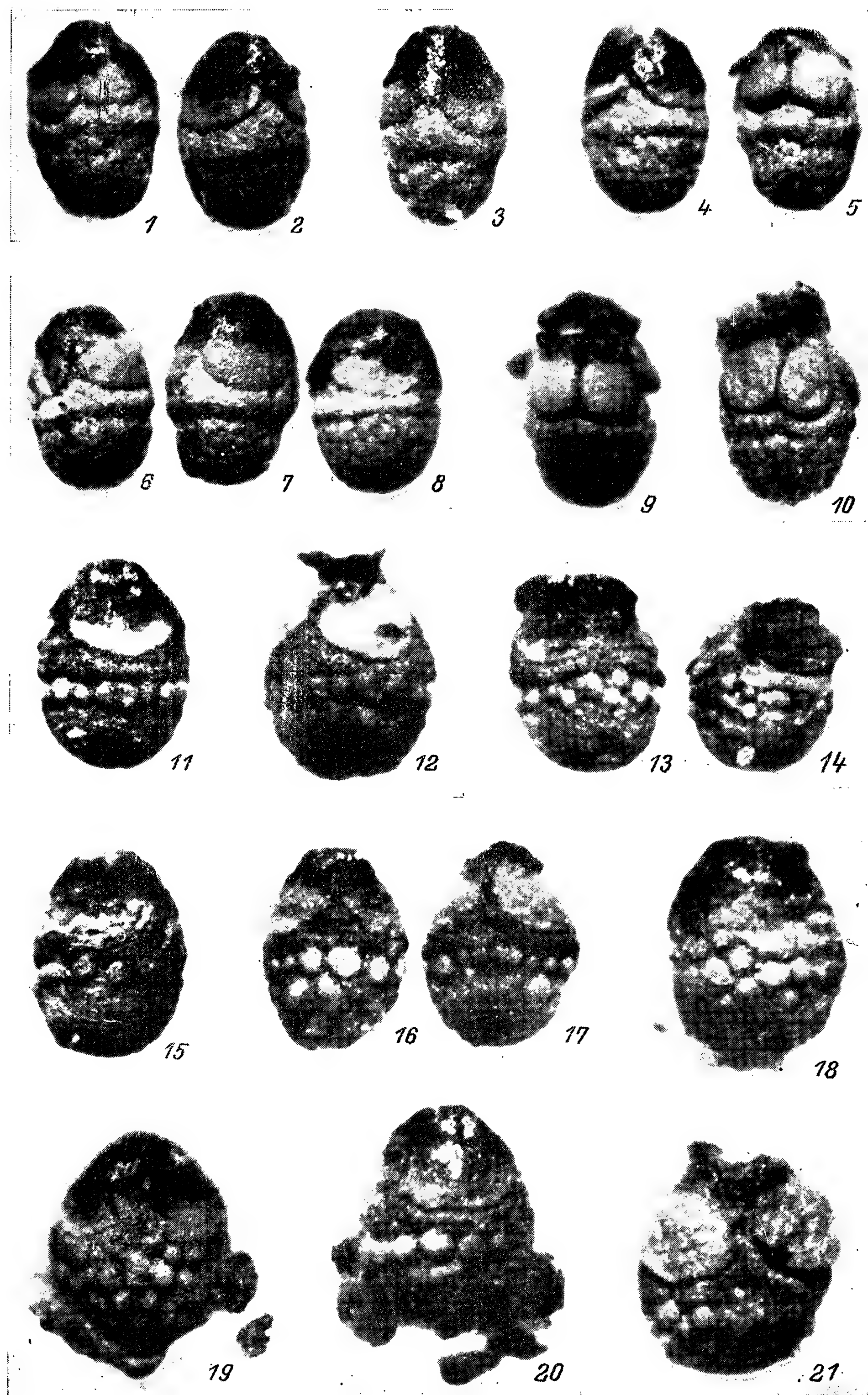


Рис. 6. Мегаспоры *Azolla*, ×80.

1—10 — *A. krystofovichii* Dorof., Омская обл., Екатерининское, миоцен. *11—21* — *A. monilifera* Nikit., *18—21* — типовые экземпляры, Тюменская обл., Юровское, миоцен; *11—17* — var. *monili-feroides* Dorof., Тамбовская обл., Первомайское, скв. 73, гл. 46—48, миоцен.

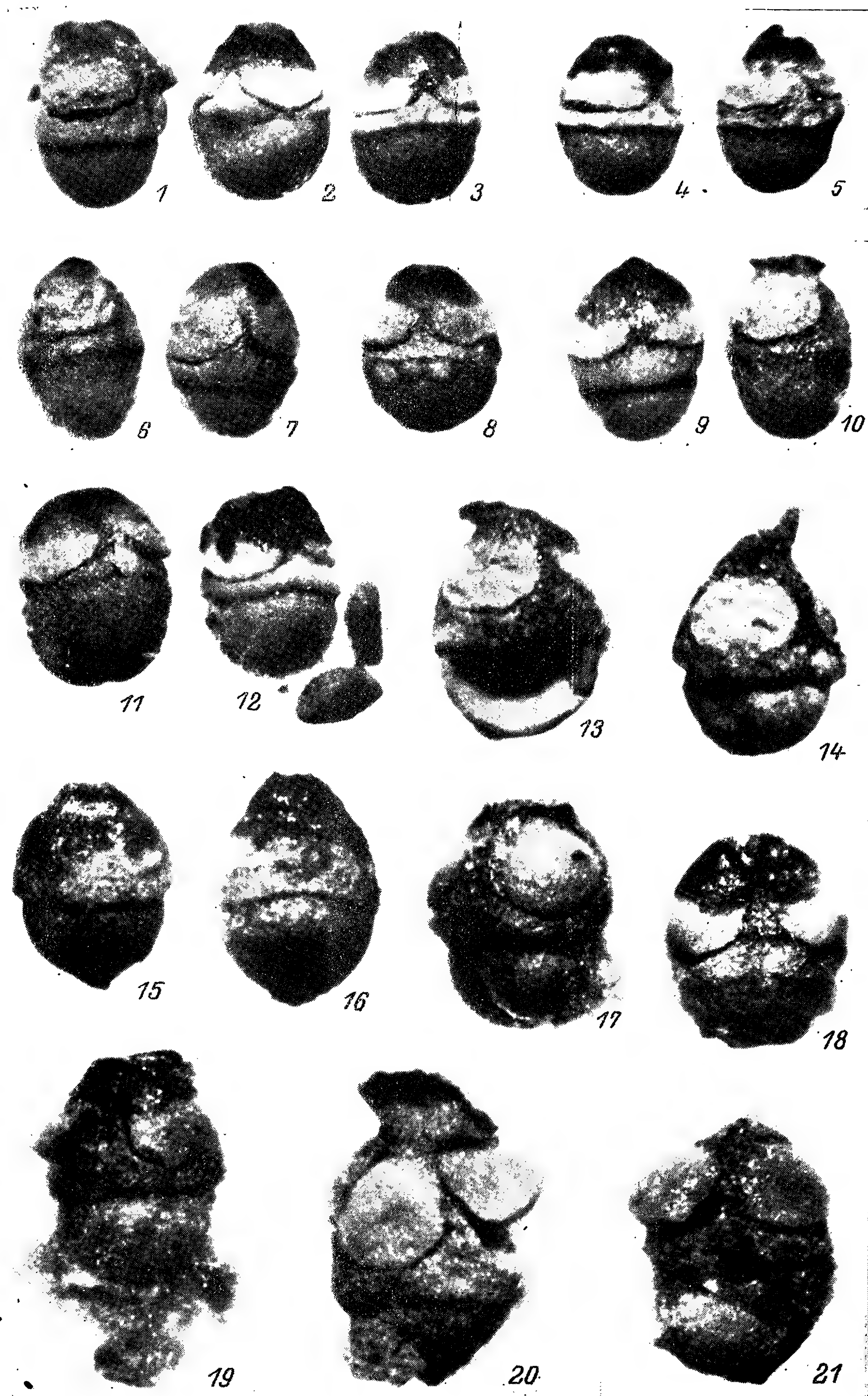


Рис. 7. Мегаспоры *Azolla*, ×80.

1—12 — *A. irtyshensis* Dorof., Омская обл., Лежанка, в. миоцен. *13—21* — *A. tomentosa* Nikit.; *13, 14* — Тамбовская обл., Розово, скв. 21, гл. 24—28, миоцен; *17* — Тамбовская обл., Плоское, скв. 16, гл. 55.5, миоцен; *18—21* — Томская обл., Киреевское, миоцен.

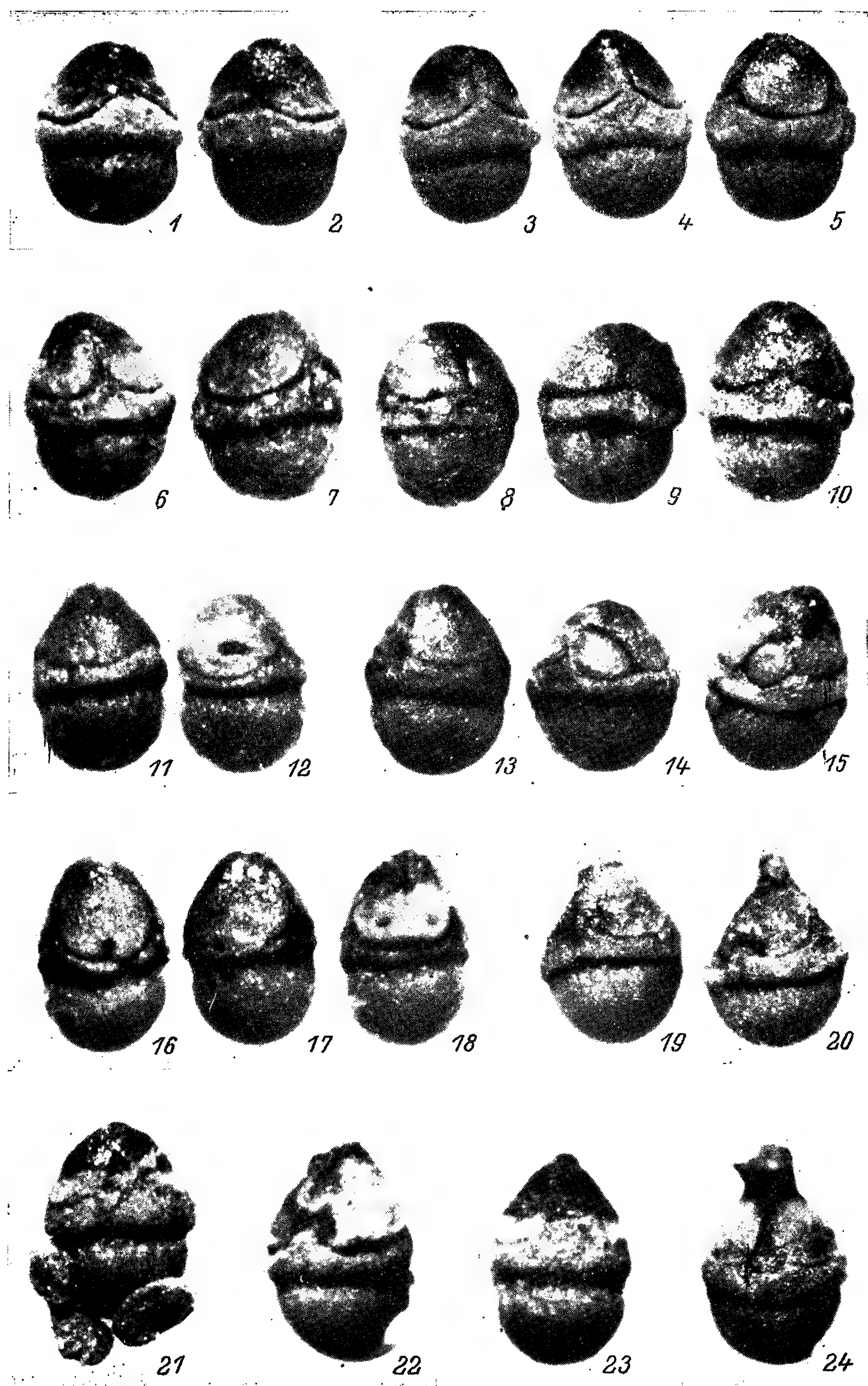


Рис. 8. Мегаспоры *Azolla*, ×80.

1—5 — ***A. glabra*** **Nikit.**, Николаевская обл., Октябрьское, в. сармат. *6—18* — *A. poltavica* Dorof., **Полтавская обл.**, Лохвица, скв. 5801, гл. 117—118, в. миоцен. *19—24* — *A. tanaitica* Dorof., Ростовская обл., Багаевская, скв. 12601-б, гл. 24—25, сармат.

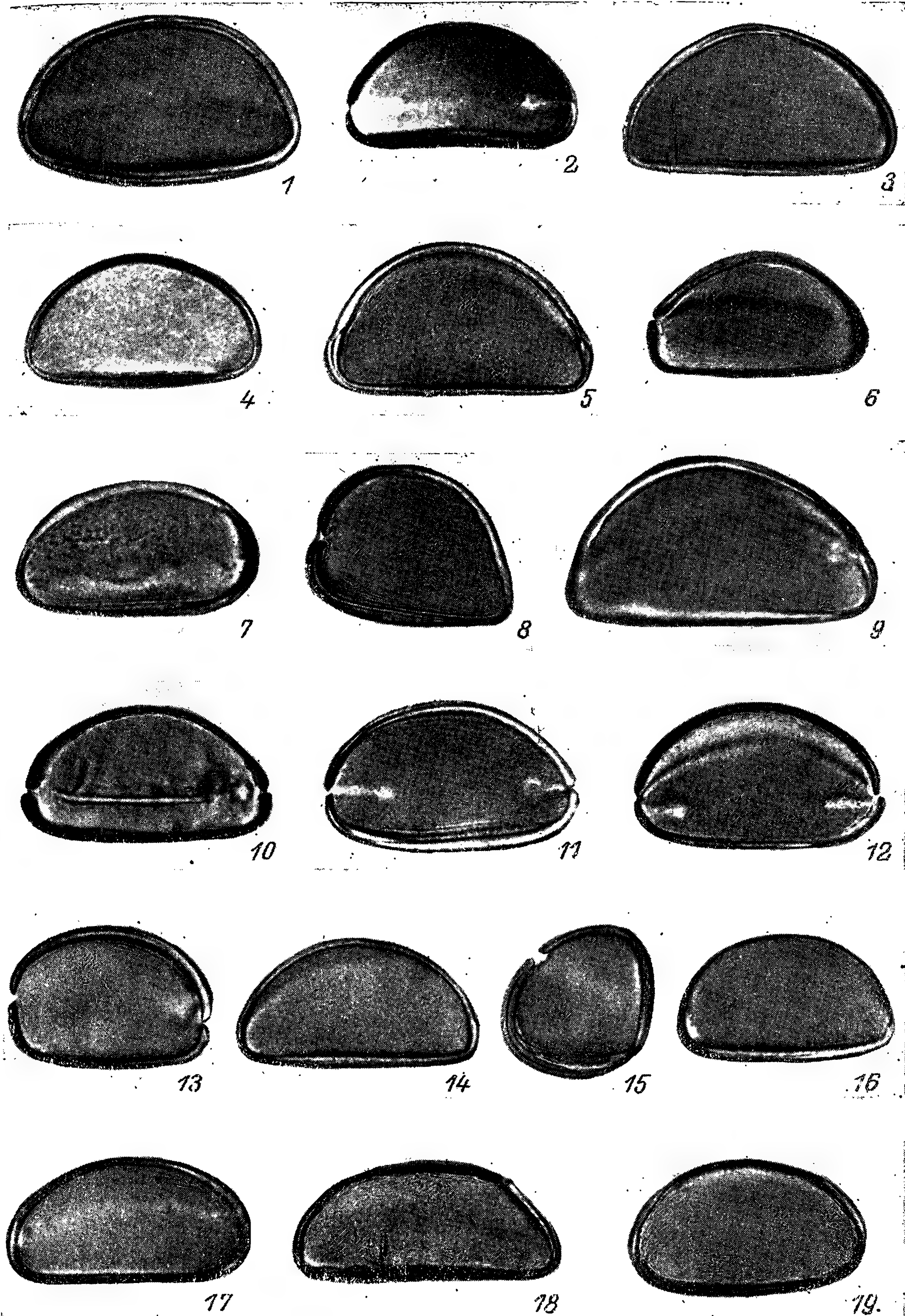


Рис 1. Пыльцевые зерна видов родов *Allium* L. и *Nectaroscordum* Lindl. (СМ).

1 — *A. victorialis* L. (секция I. *Anguinum* G. Don); *2* — *A. sativum* L. (секция VII. *Allium* G. Don (*Porrum*); *3* — *A. ursinum* L. (секция II. *Ophioscordon* (Wallr.) Vved.); *4* — *A. albidum* Fisch. (секция III. *Rhizirideum* G. Don); *5* — *A. altaicum* Pall. (секция IV. *Phyllodon* (Salisb.) Prokh.); *6—8* — *A. cepa* L. (секция V. *Cepa* Prokh.) *9* — *A. karsianum* Fom.; *10* — *A. pseudoflavum* Vved. (секция VI. *Haplostemon* Boiss.); *11* — *A. vineale* L.; *12* — *A. atroviolaceum* Boiss.; *13* — *A. affine* Ledeb. (секц. VII. *Allium* (*Porrum*) G. Don); *14*, *15* — *A. akaka* S. G. Gmel.; *16* — *A. cardiostemum* Fisch. et C. A. Mey.; *17* — *A. oreophilum* C. A. Mey. (секц. VIII. *Molium* G. Don); *18* — *A. nerinifolium* Baker (секц. IX. *Calloscordum* (Herb.) Baker); *19* — *Nectaroscordum tripedale* (Trautv.) Grossh.

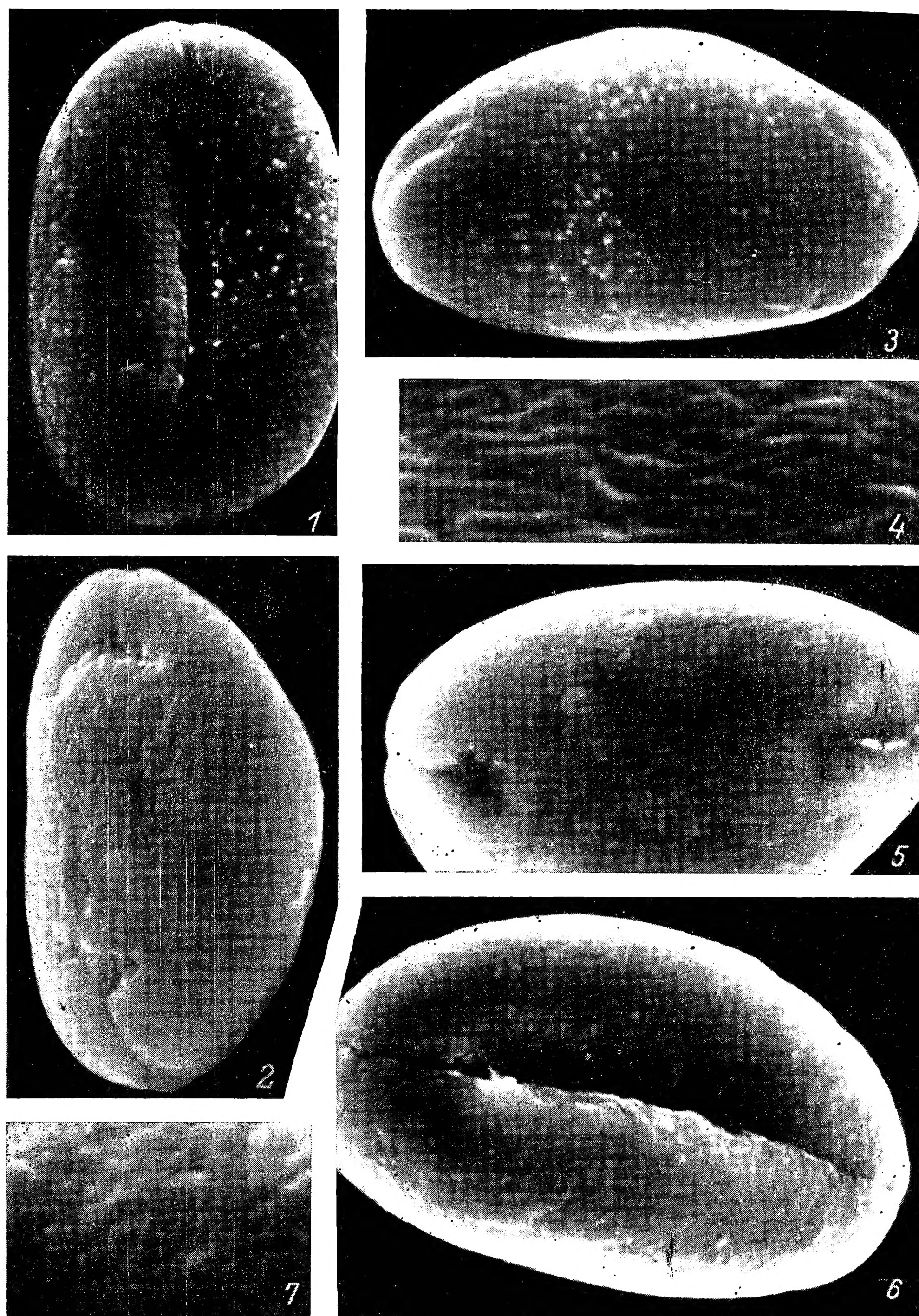


Рис. 2. Пыльцевые зерна видов рода *Allium* L. (СЭМ).

1—4 — *A. affine* Lebed. (*1—3* — общий вид, ×2000; *4* — струйчатая скульптура экзины, ×10 000); *5—7* — *A. atroviolaceum* Boiss. (*5, 6* — общий вид, ×2000; *7* — ямчато-бугорчатая скульптура экзины, ×10 000.

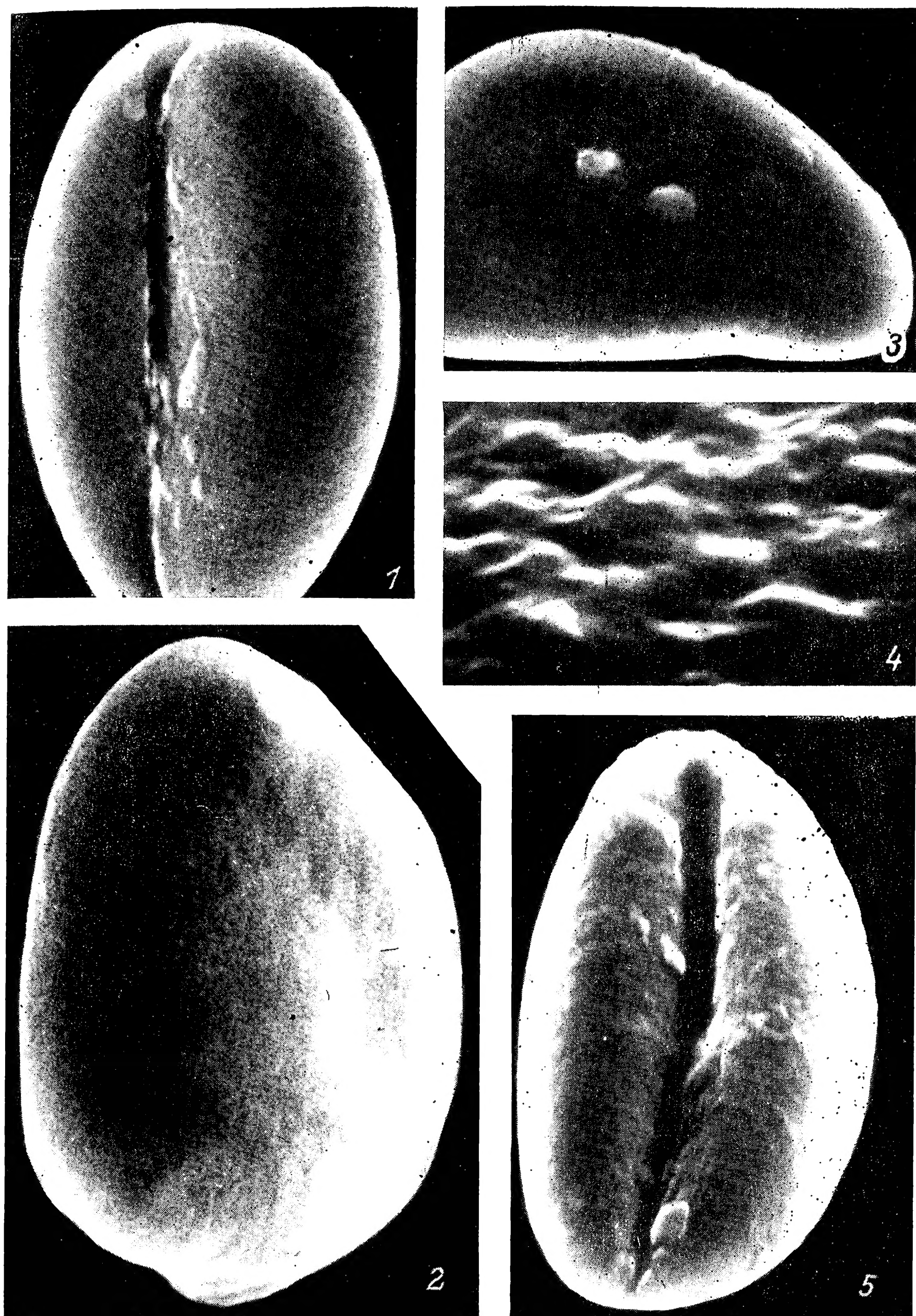
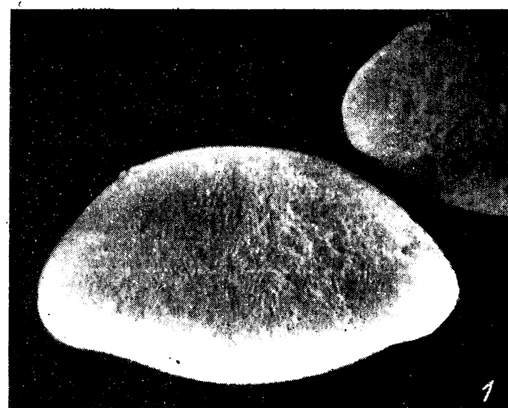
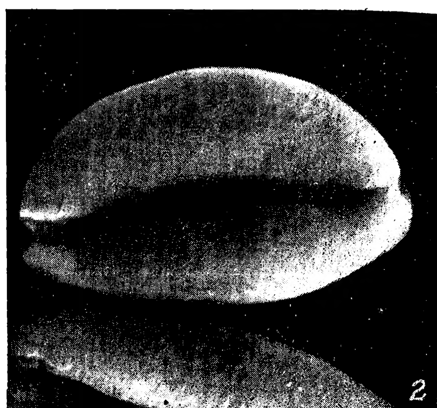
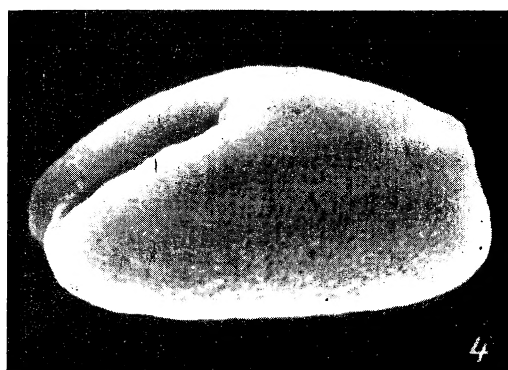


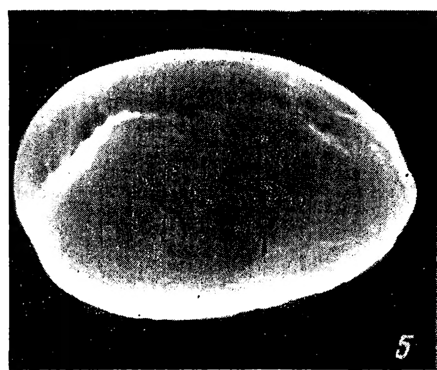
Рис. 3. Пыльцевые зерна видов рода *Allium* L. (СЭМ).

1—2 — *A. rubellum* Bieb., общий вид с латеральной стороны, ×2000; *3—5* — *A. cepa* L., общий вид ×2000; *4* — бугорчато-струйчатая скульптура экзины, ×10 000.









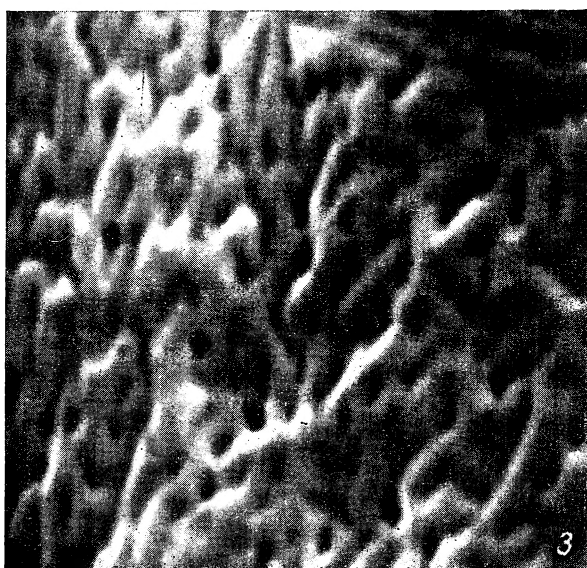




Рис. 4. Пыльцевые зерна видов рода *Allium* L. (СЭМ).

1—3 — *A. saxatile* Bieb. (*1*, *2* — общий вид, около ×2000; *3* — ямчато-струйчатая скульптура), *4—6* — *A. sativum* L. (*6* — ямчато-бугорчатая скульптура, ×10 000).

1 р. 50 к.

Индекс
70056